

Comparaison des performances zootechniques, de la qualité de la viande et des caractéristiques de la graisse intramusculaire chez des taurillons Blanc Bleu Belge, Limousin et Aberdeen Angus à l'engraissement

Comparison of animal performance, meat quality and intramuscular fat characteristics in Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus young growing fattening bulls



Christine CUVELIER

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences Vétérinaires
Orientation Médecine Vétérinaire

Année académique 2005-2006

Comparaison des performances zootechniques, de la qualité de la viande et des caractéristiques de la graisse intramusculaire chez des taurillons Blanc Bleu Belge, Limousin et Aberdeen Angus à l'engraissement

Comparison of animal performance, meat quality and intramuscular fat characteristics in Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus young growing fattening bulls

Christine CUVELIER

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences Vétérinaires
Orientation Médecine Vétérinaire

Année académique 2005-2006

Remerciements

Arrivée au terme de la rédaction de ce manuscrit, j'adresse avec beaucoup de plaisir et de reconnaissance mes remerciements à toutes les personnes qui ont participé à son élaboration.

Je voudrais tout d'abord remercier le Professeur Louis Istasse. Arrivée en 2001 dans le Service de Nutrition, Louis m'a tout de suite témoigné respect et confiance. Il m'a offert la possibilité de réaliser une thèse et m'a toujours encouragée dans la poursuite de celle-ci. Travailleur acharné, il a toujours été disponible, malgré mon départ pour un autre service.

Je souhaite aujourd'hui lui témoigner toute ma gratitude. Qu'il sache que j'emporte avec moi le souvenir d'une expérience heureuse et enrichissante.

Mes pensées se tournent ensuite vers Jean-Luc Hornick. Ce travail n'aurait vraisemblablement jamais abouti sans son aide. Toujours disponible, il a lu et relu tous mes écrits avec patience, minutie et efficacité. Son esprit critique et ses connaissances larges ont maintes fois permis de faire avancer ce projet. Je voudrais qu'il trouve ici le témoignage de toute ma reconnaissance.

Je voudrais adresser mes plus vifs remerciements à deux personnes qui ont apporté une contribution précieuse dans la réalisation de ce travail : Antoine Clinquart, tout d'abord, pour le temps qu'il a eu la gentillesse de me consacrer, ses conseils et ses relectures attentives des manuscrits ; et ensuite, Jean-François Hocquette, de l'INRA à Clermont-Ferrand, pour le soin et l'efficacité avec lesquels il a relu les manuscrits, ainsi que pour ses avis et commentaires constructifs.

Je remercie également Jean-François Cabaraux pour son aide, ainsi qu'Isabelle Dufrasne et Olivier Dotreppe.

Je ne peux manquer d'associer à ces remerciements Jean-Marie Godeau, qui, peu avare de son temps, a pris la peine de lire beaucoup de mes textes et de m'apporter des conseils avisés.

Un travail de thèse est aussi une aventure humaine, aventure qui peut parfois prendre des allures de parcours du combattant. Lors des nombreuses phases de doutes, j'ai toujours pu compter sur Agathe Delobel, collègue, complice et amie. Qu'elle sache ici que son aide et ses encouragements m'ont été précieux. Je la remercie aussi pour les séances d'Alim32 qu'elle a consenti à donner à ma place lorsque je manquais de temps...

Merci aussi à Nicolas Schoonheere, qui a su apporter une petite touche d'humour masculin dans notre bureau. Merci à Christophe Fabry pour son aide, en particulier pour l'envoi d'échantillons un certain jour de février...

Je remercie également Marie Smeets, pour sa touche finale à la mise en page du manuscrit, et Nathalie Guillaume, pour son soutien et son efficacité — et toujours avec le sourire — dans la partie administrative.

J'adresse aussi de vifs remerciements à Esteban Cheu, collègue de la pharmacologie, pour son soutien dans la phase finale de rédaction.

Merci aussi à Françoise Cuvelier, qui a accepté d'effectuer l'ultime vérification du manuscrit.

Enfin, je remercie Michel, mon compagnon, qui a su m'aider à relativiser toute chose.

Christine Cuvelier,
Vaux-Chavanne, le 26 mars 2006.

Avant-propos

En Belgique, en 2004, sur un total de 842 585 carcasses bovines soumises à l'expertise et déclarées propres à la consommation, 550 699 provenaient de gros bovins, répartis en 755 bœufs (0,1 %), 197 899 taurillons (35,9 %), 14 376 génisses (2,6 %) et 337 669 vaches (61,3 %) (Service Public Fédéral Economie, P.M.E., Classes Moyennes et Energie, 2005¹). L'approvisionnement en viande dite « de bœuf » était donc assuré à raison d'un tiers par les taurillons. Les animaux Blanc Bleu Belge culards constituaient la majeure partie de ceux-ci, les animaux de race française, principalement Limousins, Charolais et Blondes d'Aquitaine, se rencontrant de façon plus anecdotique. En Belgique, le système classique de production de viande de taurillons repose sur l'utilisation de rations de croissance-engraissement riches en énergie, soit à base d'ensilage de maïs et de concentrés, soit à base de pulpes de betteraves sucrières — ensilées ou séchées — et de concentrés. Dans les autres pays d'Europe, des systèmes moins intensifs peuvent être rencontrés, les rations utilisées se caractérisant par l'inclusion de proportions importantes d'herbe généralement distribuée sous forme d'ensilage ou de foin.

Le consommateur attache une importance grandissante aux qualités sensorielles et nutritionnelles de la viande de bœuf. Cette situation est relativement nouvelle, car la production de viande était antérieurement basée principalement sur les niveaux des performances zootechniques et la conformation des animaux. Le Blanc Bleu Belge culard se caractérise par un développement musculaire exceptionnel et une viande particulièrement maigre. A côté de cette race aux caractéristiques extrêmes, les races viandeuses françaises classiques présentent des conformations bouchères moins accusées et offrent des viandes plus riches en graisse, dites « persillées », cet adjectif étant communément utilisé pour désigner le gras intramusculaire visible à l'œil nu. De l'autre côté de l'échelle, des races britanniques telles que l'Aberdeen Angus montrent des développements musculaires plus modestes, associés à des viandes grasses. La race influence ainsi non seulement l'aspect zootechnique de la production de viande bovine, mais aussi les caractéristiques sensorielles et nutritionnelles de la viande, notamment par le biais du niveau de gras intramusculaire.

Face à l'actuel engouement du consommateur pour les notions de qualité des produits, et notamment qualité de la viande bovine, il est intéressant de se pencher sur la position de quasi monopole occupée par le Blanc Bleu Belge culard dans notre pays. Mesurer les caractéristiques zootechniques et qualitatives du Blanc Bleu Belge culard et les comparer à celles de races viandeuses d'origine

¹ Service Public Fédéral Economie, P.M.E., Classes Moyennes et Energie. Agriculture. Statistiques agricoles. Direction Générale Statistique et Information Economique : Bruxelles, 2005, 180 p.

étrangère, élevées dans nos conditions classiques d'engraissement, nous a donc semblé pertinent pour déterminer dans quelle mesure le Blanc Bleu Belge culard offre des caractéristiques de production et de qualité supérieures aux autres races. Cette étude a donc pour but, dans un premier temps, de comparer les performances zootechniques et la qualité de la viande de trois races de taurillons à l'engraissement : le Blanc Bleu Belge culard, le Limousin et l'Aberdeen Angus.

Par ailleurs, la viande de taurillon Blanc Bleu Belge culard est qualifiée, par de nombreux consommateurs, de « viande peu savoureuse », et ce en raison de son faible niveau de gras intramusculaire. Ce manque de goût pourrait inciter le consommateur belge à se tourner vers des viandes bovines issues d'autres races, et, à l'échelle internationale, pourrait entraîner une diminution des exportations belges. Améliorer le goût de la viande de taurillon se présente donc comme une stratégie pour maintenir à la fois une consommation locale élevée et un certain niveau d'exportations. Cette amélioration passe par une augmentation de la teneur en graisse intramusculaire sans augmentation des autres dépôts adipeux. Une telle manipulation des dépôts de gras dans l'organisme est envisageable, puisqu'il semblerait que toute augmentation de la disponibilité en glucose favoriserait la lipogenèse *de novo* au sein des adipocytes intramusculaires, et par conséquent, le persillé de la viande. Le deuxième but de cette étude est donc de comparer les effets de deux régimes aux schémas de fermentations ruminales très différents : un régime à base de céréales et un régime à base de pulpes séchées.

Ce travail comprend trois parties :

Dans la *première partie*, une revue de la littérature est présentée sous forme de quatre synthèses consacrées aux acides gras. La première synthèse est un rappel de la nomenclature des acides gras et de leurs sources alimentaires. La deuxième et la troisième caractérisent le métabolisme des acides gras chez le ruminant, depuis le rumen jusqu'aux cellules périphériques de l'organisme. La quatrième synthèse décrit quant à elle le métabolisme énergétique musculaire chez le bovin, en particulier le devenir des acides gras dans ce tissu, et aborde les relations étroites entre ce métabolisme et la composition chimique du muscle, et plus particulièrement sa teneur en lipides.

La *deuxième partie* présente l'expérimentation : récapitulatif du schéma expérimental, résultats, discussion, conclusions et perspectives.

La *troisième partie* regroupe les différentes publications issues de ce travail.

Table des matières

Remerciements	5
Avant-propos	7
Première partie : Revue de la littérature	15
I. Acides gras : nomenclature et sources alimentaires	17
II. Production, digestion et absorption des acides gras chez le ruminant	37
III. Transport sanguin et métabolisme hépatique des acides gras chez le ruminant	63
IV. Acides gras et métabolisme énergétique des muscles squelettiques chez le bovin	99
Deuxième partie : Expérimentation.....	133
I. Introduction	135
II. Récapitulatif du schéma expérimental	139
II.1. Animaux et management général	139
II.2. Description des paramètres étudiés	139
II.2.1. Performances zootechniques.....	139
II.2.2. Données d'abattage et composition de la carcasse	140
II.2.3. Composition chimique musculaire	140
II.2.4. Caractéristiques métaboliques des fibres musculaires	140
II.2.5. Profil musculaire en acides gras	141
II.2.6. Qualité de la viande	141
II.3. Statistiques.....	142
III. Résultats.....	145
III.1. Performances zootechniques	145
III.2. Données d'abattage et composition de la carcasse.....	145
III.3. Composition chimique musculaire.....	146
III.4. Caractéristiques métaboliques des fibres musculaires	147
III.5. Profil musculaire en acides gras.....	148

III.6. Qualité de la viande.....	151
IV. Discussion générale.....	171
IV.1. Performances zootechniques.....	171
IV.2. Données d'abattage et composition de la carcasse	173
IV.3. Composition chimique musculaire	175
IV.4. Caractéristiques métaboliques des fibres musculaires	177
IV.5. Profil musculaire en acides gras	180
IV.6. Qualité de la viande	186
V. Conclusions et perspectives	215
VI. Bibliographie	219
Troisième partie : Publications	233
I. Performance, slaughter characteristics and meat quality of young bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds fattened with a sugar-beet pulp or a cereal-based diet.....	237
II. Comparison of composition and quality traits of meat from young finishing bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds	259
III. Influence of breed, diet and muscle on the fatty acid content in meat from young finished bulls	285
IV. Races bovines bouchères : stratégies d'orientation des viandes par analyse factorielle.....	299

Première partie :

Revue de la littérature

Première partie : Revue de la littérature

I. Acides gras : nomenclature et sources alimentaires

C. Cuvelier, J.-F. Cabaraux, I. Dufrasne, J.-L. Hornick, L. Istasse

Annales de Médecine Vétérinaire, 2004, 148, 133-140

Résumé

Les acides gras sont des acides carboxyliques à chaîne aliphatique hydrophobe saturée ou insaturée. Appartenant à la catégorie des lipides, ils font l'objet de plusieurs nomenclatures : la nomenclature internationale normalisée, une nomenclature communément appelée « oméga » et une nomenclature usuelle.

Les acides gras sont des constituants majeurs des huiles et des graisses. Parmi les acides gras saturés, ceux en C12, C16 et C18 sont les plus largement distribués, alors que parmi les acides gras insaturés, ceux en C18 pourvus de 1, 2 ou 3 doubles liaisons sont les plus importants au sein du monde végétal et animal terrestre. Les acides gras à 4 ou plus de 4 doubles liaisons et 20 à 24 atomes de carbone sont quant à eux majoritaires dans le monde marin.

Summary

Fatty acids : nomenclature and dietary sources

Fatty acids are member of the lipid family. They are aliphatic monocarboxylic acids with or without double bond. They are classified according different nomenclatures : the international systematic name, the omega nomenclature and the trivial names.

Fatty acids are major compounds of oils and fats. Among the saturated fatty acids, C12, C16 and C18 fatty acids are the most widely distributed, whereas in the unsaturated fatty acids group, C18 with 1, 2 or 3 double bonds are the most important within the vegetable and animal terrestrial products. Fatty

acids with 4 or more than 4 double bonds and 20 to 24 atoms of carbon are largely represented in the marine products.

1. Introduction

Les acides gras font actuellement l'objet d'une abondante littérature. Leurs qualificatifs de « polyinsaturés », « oméga 3 », ou « linoléiques conjugués » sont autant de termes à connotations positives utilisés en santé humaine. Une attention croissante est en effet portée aux « bonnes » et aux « mauvaises » sources d'acides gras pour l'homme. Les produits d'origine animale et plus particulièrement le lait et la viande bovine, en font partie. Il est donc important de pouvoir qualifier et quantifier les acides gras présents dans ces produits. Devant l'engouement que suscitent ces composés, auxquels on attribue de nombreux effets physiologiques bénéfiques, il nous a paru intéressant de réaliser une revue sur les acides gras. Cet article a pour but, dans un premier temps, de clarifier certains points de la nomenclature des acides gras.

La seconde partie de cet article traite des différentes sources d'acides gras saturés et insaturés, ainsi que des teneurs qui y sont rencontrées.

2. Classification et nomenclature

Les acides gras font partie de la famille des lipides, molécules organiques insolubles dans l'eau. Les lipides ont fait l'objet de nombreuses classifications. Celle de Hennen (1995) classe ces molécules en 6 catégories de substances : les triglycérides, les glycérophospholipides, les sphingolipides, les terpénoïdes, les stérols et stéroïdes et enfin les acides gras.

2.1. Les triglycérides

Les triglycérides ou plus exactement les triacylglycérols sont des triples esters d'acides gras et de glycérol. Il s'agit de molécules très hydrophobes, constituant une forme de réserve de l'énergie très courante dans le règne animal, au niveau du cytoplasme des adipocytes.

2.2. Les glycérophospholipides

Les glycérophospholipides ou phospholipides sont des dérivés de l'acide phosphatidique. Les 2 premiers atomes de carbone du glycérol portent, par liaison ester, les chaînes aliphatiques d'acides gras, tandis que le troisième carbone est estérifié à un groupement phosphoryle relié lui-même par une autre liaison ester à un alcool, qui peut être du glycérol, de l'inositol, de l'éthanolamine ou ses dérivés

choline et sérine. Le carbone 1 du glycérol porte un acide gras saturé à 16 ou 18 atomes de carbone, tandis que le carbone 2 est lié à un acide gras insaturé de 16 ou 18 atomes de carbone. Les lécithines et les céphalines sont deux groupes de phospholipides ; leur groupement phosphoryle est relié pour le premier à la choline et pour le second à l'éthanolamine ou à la sérine.

Les phospholipides constituent la structure de base des membranes biologiques. La molécule d'alcool ainsi que le groupement phosphoryle du troisième carbone étant fortement polaires, les phospholipides ont une structure caractérisée par une tête polaire et une queue hydrophobe, qui détermine l'organisation en double couche des phospholipides au sein des membranes.

2.3. Les sphingolipides

Les sphingolipides sont constitués d'un acide gras et d'un alcool aminé, la sphingosine, ainsi que, dans certains cas, d'un substituant qui peut être de la choline ou un groupement de nature glucidique. Ils sont caractérisés par une liaison amide formée suite à la réaction entre le groupement aminé de la sphingosine et le groupement carboxyle de l'acide gras. Les sphingolipides sont, tout comme les glycérophospholipides, des constituants des membranes biologiques, mais dans une moindre mesure.

2.4. Les terpénoïdes

L'unité de base des terpénoïdes est l'isoprène. La condensation de 4 de ces unités donne naissance aux précurseurs des vitamines A, E et K, tandis que la liaison de 6 unités donne le squalène, précurseur du cholestérol et des stéroïdes.

2.5. Les stérols et stéroïdes

Le stérol le plus important dans les graisses animales est le cholestérol. Il est non seulement le précurseur des acides biliaires, des hormones stéroïdes et de la vitamine D, mais aussi un constituant important des membranes plasmiques. Les stérols sont également présents dans le monde végétal où ils sont appelés « phytostérols ». Les deux phytostérols les plus importants sont le β -sitostérol et le stigmastérol (Sonntag, 1979a).

2.6. Les acides gras

Les acides gras, molécules peu abondantes sous forme libre dans les matières grasses fraîches, sont des acides carboxyliques à chaîne aliphatique hydrophobe, saturés ou non saturés selon qu'ils ne contiennent pas ou contiennent des doubles liaisons. Ils sont notés $n : m$, où n représente le nombre d'atomes de carbone et m est le nombre de doubles liaisons. Les acides gras diffèrent donc entre eux

non seulement par la longueur de la chaîne carbonée, mais aussi par le nombre, la position et la structure spatiale (*cis*, *trans*) des doubles liaisons. La longueur de la chaîne carbonée permet une classification des acides gras en 4 catégories : les acides gras volatils, avec 2, 3 ou 4 atomes de carbone, les acides gras à chaîne courte qui possèdent entre 6 et 10 atomes de carbone, les acides gras à chaîne moyenne, avec 12 à 14 atomes de carbone et les acides gras à chaîne longue, avec 16 ou plus de 16 atomes de carbone.

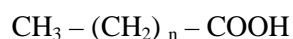
La commission sur la nomenclature biochimique a fixé les règles de la nomenclature des acides gras (International Union of Pure and Applied Chemistry and International Union of Biochemistry Commission on Biochemical Nomenclature, 1968 ; 1978). Selon cette nomenclature internationale normalisée, après avoir déterminé le nombre d'atomes de carbone de la molécule, ceux-ci sont identifiés et le carbone du groupement carboxyle est toujours noté 1. Les autres carbones portent leur numéro d'ordre. Une méthode d'identification alternative consiste à attribuer aux atomes de carbone adjacents au carbone 1 les lettres de l'alphabet grec. Le carbone 2 est ainsi le carbone α , le carbone 3 est le carbone β , etc. La lettre ω désigne toujours le dernier carbone de la chaîne aliphatique, soit le carbone du groupement méthyle terminal, CH_3 .

La commission sur la nomenclature biochimique a néanmoins estimé qu'il était parfois intéressant de réaliser une numérotation de la chaîne carbonée à partir du groupement méthyle terminal. Il existe donc, parallèlement à la première, une deuxième nomenclature, utilisée notamment par les nutritionnistes. Celle-ci est souvent désignée par le terme « nomenclature oméga », malgré l'avis défavorable de la commission. Ainsi, le carbone du groupement méthyle terminal est noté 1 (International Union of Pure and Applied Chemistry and International Union of Biochemistry Commission on Biochemical Nomenclature, 1978).

Par ailleurs, les acides gras font l'objet, depuis très longtemps, d'une nomenclature usuelle. L'acide gras C16:0 est ainsi appelé, dans le langage courant, acide palmitique. Ces noms usuels ne s'appliquent toutefois qu'au composé présent à l'état naturel lorsque des isomères de la molécule existent (International Union of Pure and Applied Chemistry and International Union of Biochemistry Commission on Biochemical Nomenclature, 1978).

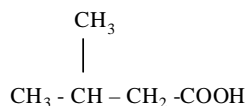
2.6.1. Les acides gras saturés

La formule chimique générale des acides gras saturés est la suivante :



La plupart des acides gras retrouvés à l'état naturel sont à nombre pair de carbones et à chaîne linéaire, il en existe néanmoins quelques-uns à nombre impair de carbones et à chaîne ramifiée. Ainsi, lorsqu'un groupement méthyle est fixé sur l'avant-dernier atome de carbone en partant du groupement

méthyle terminal ou sur l'antépénultième, le préfixe iso ou antéiso est placé devant le nom usuel de l'acide gras qui compte le même nombre total d'atomes de carbone. L'acide isovalérique, par exemple, présente la structure chimique suivante :



Les acides gras saturés peuvent avoir un grand nombre de conformations possibles. En effet, chaque liaison chimique du squelette étant simple, elle a tout pouvoir de rotation. La chaîne hydrocarbonée est donc flexible. La conformation en extension totale étant celle nécessitant le moins d'énergie, il est probable qu'elle soit aussi la plus fréquente (Lehninger, 1975).

Le point de fusion des acides gras augmente avec la longueur de la chaîne carbonée ; ainsi, les acides gras à courte chaîne sont liquides à température ambiante, alors que les acides gras pourvus de 10 atomes de carbone ou plus sont solides (tableau I).

En chimie organique, le terme « acide gras » s'applique à tout acide carboxylique, quelque soit le nombre d'atomes de carbone de la chaîne hydrocarbonée, en commençant par l'acide méthanoïque (C1 : 0) jusque l'acide octadécanoïque (C18 : 0) et même plus. Cependant, les quatre premiers acides gras, à très courte chaîne, ne se comportent pas du tout comme des lipides et sont même des molécules tout à fait hydrophiles, solubles dans l'eau. Si les « acides gras » étaient définis de façon stricte et si cette dénomination ne devait s'appliquer qu'aux substances pourvues réellement de propriétés de corps gras, elle n'engloberait que les molécules à partir de l'acide butanoïque (C4 : 0), légèrement hydrophobe, voir même à partir de l'acide hexanoïque (C6 : 0) totalement insoluble dans l'eau (Sonntag, 1979a).

2.6.2. Les acides gras insaturés

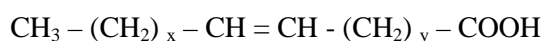
Les acides gras insaturés peuvent contenir entre 1 et 6 doubles liaisons et sont dits, selon le cas, monoinsaturés ou polyinsaturés. A titre d'exemple, il est fréquent de rencontrer les acides gras insaturés suivants en C18 :

Acide oléique	C18 : 1
Acide linoléique	C18 : 2
Acide linolénique	C18 : 3

Selon la commission sur la nomenclature biochimique, la position de la double liaison dans les acides gras insaturés ou désaturés est notée (N), où N correspond au premier atome de carbone impliqué dans

la double liaison par rapport à C₁, l'atome de carbone du groupement carboxyle. L'acide linoléique, noté C18 : 2(9,12), possède ainsi 2 doubles liaisons, la première entre les carbones 9 et 10 et la deuxième entre les carbones 12 et 13. Sur base de la numérotation à partir du groupement méthyle terminal, la position de la double liaison dans la molécule est notée n-x, où n correspond au nombre d'atomes de carbone de la chaîne et x au premier atome de carbone impliqué dans la double liaison en partant du groupement méthyle terminal. L'acide palmitoléique, dont le symbole est C16 : 1(9) dans la nomenclature internationale normalisée, peut donc être également décrit C16-7 dans la nomenclature oméga, ou plus communément C16 : 1 n-7 (International Union of Pure and Applied Chemistry and International Union of Biochemistry Commission on Biochemical Nomenclature, 1978). De même, un acide gras polyinsaturé tel que l'acide linoléique, est quant à lui noté C18 : 2 n-6, 9. En général, cependant, dans le cas des acides gras polyinsaturés, seule l'indication (n-x) relative à la position de la première double liaison par rapport au groupement méthyle terminal est suffisante. L'acide linoléique est donc usuellement noté C18 : 2 n-6. Bien que non recommandée par la commission sur la nomenclature biochimique, la notation (n-x) de la nomenclature « oméga » est souvent remplacée par la notation (ω-x). L'acide linoléique est donc souvent noté C18 : 2 ω-6. Les acides gras insaturés peuvent ainsi être classés en série oméga : les oméga 3 (ω-3) sont des acides gras insaturés dont la première double liaison est située sur le troisième carbone en partant du groupement méthyle terminal et les oméga 6 (ω-6) sont des acides gras insaturés dont la première double liaison est située entre le sixième et le septième carbone à partir de cette extrémité.

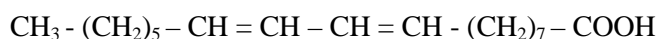
La formule chimique générale des acides gras monoinsaturés est la suivante :



Pour une même formule chimique, il peut donc exister un grand nombre d'isomères, en fonction de la position de la double liaison, mais aussi en fonction de la configuration *cis* ou *trans*. Ainsi, lorsque des isomères sont pourvus d'une double liaison dont la position n'est pas identique, ils sont appelés des isomères de structure ou isomères constitutionnels. Lorsque des isomères ont la même structure chimique - dans le cas présent, la double liaison en même position - mais qu'ils possèdent une configuration spatiale *cis/trans* différente, ils sont appelés des isomères géométriques (Hart, 1987). La présence de multiples doubles liaisons au sein des acides gras polyinsaturés augmente évidemment le nombre d'isomères possibles. A l'état naturel, la majorité des acides gras ont la configuration *cis*.

Dans le cas plus précis de l'acide linoléique C18 : 2, il est possible d'identifier parmi ses nombreux isomères les acides linoléiques conjugués, plus communément désignés par leur abbréviation CLA (*conjugated linoleic acid*). Le terme CLA fait référence à l'ensemble des isomères constitutionnels et géométriques de l'acide linoléique qui se caractérisent par un arrangement en diène conjugué, c'est-à-dire une structure dans laquelle les deux doubles liaisons ne sont séparées l'une de l'autre que par une

simple liaison sans groupement méthylène. Ainsi, les deux doubles liaisons peuvent être dans les positions suivantes : C8 et C10, C9 et C11, C10 et C12 ou C11 et C13. Chaque double liaison peut avoir la configuration *cis* ou *trans*. Les CLA les plus fréquents sont tout d'abord l'acide *cis,trans*-9,11-octadécadiénoïque (C18 : 2(9,*trans* 11)), appelé communément acide ruménique (Kramer *et al.*, 1998) et ensuite l'acide *trans,cis*-10,12-octadécadiénoïque (C18 : 2(*trans* 10,12)). La structure chimique du C18 : 2(9,*trans* 11) se présente donc comme suit :



Les CLA font actuellement l'objet d'une littérature abondante, car des recherches récentes ont suggéré leurs effets potentiels bénéfiques sur la santé humaine, en particulier au niveau du métabolisme lipidique, du système immunitaire, de la carcinogénèse et sur leur rôle de modulateur de la composition corporelle (Pariza *et al.*, 2001 ; Roche *et al.*, 2001).

Enfin, il faut remarquer que, dans le langage courant, certains isomères de structure d'acides gras polyinsaturés sont distingués par des lettres grecques, tels que les acides α - et γ -linoléniques. La commission sur la nomenclature biochimique recommande néanmoins de distinguer ces composés par la localisation de leurs doubles liaisons, en l'occurrence les acides (9,12,15)- et (6,9,12)-linoléniques, respectivement (International Union of Pure and Applied Chemistry and International Union of Biochemistry Commission on Biochemical Nomenclature, 1978).

La présence de double(s) liaison(s) rend toute rotation entre les atomes impliqués impossible, la structure des acides gras insaturés est donc beaucoup plus rigide que celle des acides gras saturés. La configuration *cis* au niveau d'une double liaison génère un angle de $\pm 30^\circ$ dans la chaîne aliphatique, alors que la configuration *trans* donne une conformation proche de la forme en extension des acides gras saturés (Lehninger, 1975).

La littérature fournit des valeurs de points de fusion pour de nombreux acides gras insaturés. Ces données doivent néanmoins être utilisées avec précaution. Elles sont en effet relativement anciennes et sont issues d'analyses souvent réalisées sur des produits manquant de pureté. De plus, les valeurs rencontrées font souvent abstraction de l'existence des différents isomères de la molécule, alors que le point de fusion d'une substance dépend précisément de sa structure et de sa configuration spatiale. Quoiqu'il en soit, les acides gras insaturés sont caractérisés, d'une façon générale, par un point de fusion plus faible que leurs homologues saturés (tableau I).

La liste des principaux acides gras saturés et insaturés retrouvés à l'état naturel, classés en fonction de la longueur de la chaîne aliphatique est donnée dans le tableau II, qui permet la comparaison des 3 nomenclatures utilisées.

3. Sources alimentaires d'acides gras

Les acides gras alimentaires sont issus de tous les règnes du monde vivant. La nature et la répartition de ceux-ci au sein des aliments font l'objet d'une littérature abondante, parfois non convergente entre les auteurs. Cette situation est principalement liée, d'une part à l'évolution des méthodes de dosage et d'autre part à la variabilité des teneurs dans les échantillons.

Le tableau III reprend la composition en acides gras de différents produits d'origine végétale et animale.

3.1. Acides gras saturés

L'acide formique, l'acide acétique et l'acide propionique ne sont pas des constituants des huiles et des graisses. Par contre, l'acide butyrique se retrouve à raison de 2 % des acides gras totaux de la matière grasse du lait de divers mammifères. L'acide caproïque (C6 : 0) se rencontre également dans la graisse du lait (2 %), de même que l'acide caprylique (C8 : 0) (1 %) et l'acide caprique (C10 : 0) (4 %) (Jenkins, 1998).

L'acide laurique (C12 : 0) est l'un des trois acides gras saturés les plus fréquemment rencontrés à l'état naturel avec l'acide palmitique (C16 : 0) et l'acide stéarique (C18 : 0). Une des sources les plus riches d'acide laurique est l'huile de coprah, qui en contient de 44 à 52 % (Sonntag, 1979c). La matière grasse du lait en contient également, de l'ordre de 4 % des acides gras totaux (Jenkins, 1998). L'acide myristique (C14 : 0) constitue 14 % des acides gras de la matière grasse du lait (Jenkins, 1998) et 13 à 19 % de l'huile de coprah (Sonntag, 1979c). L'acide palmitique est l'acide gras saturé le plus rencontré ; il est présent dans pratiquement toutes les graisses végétales et animales, y compris au sein du tissu graisseux des animaux marins (minimum 5 %). C'est un constituant majeur du saindoux et du suif (23 %) (Sreenivasan, 1968), de l'huile de palmiste (44 %) (National Research Council, 2001) et du beurre de cacao (25 %). L'acide stéarique est également largement distribué, tant dans le règne végétal que dans le règne animal. La plupart des huiles végétales en contiennent de 1 à 5 %, le beurre de cacao 35 %, tandis que le saindoux et le suif en contiennent respectivement 13 % (Iverson *et al.*, 1965) et 17 % (Sreenivasan, 1968).

Enfin, les acides arachidique (C20 : 0), béhénique (C22 : 0) et lignocérique (C24 : 0) présentent une large distribution, mais en quantités très restreintes. Ils peuvent être notamment détectés dans les huiles de soja, d'olive, de maïs, d'arachide, de colza et de coton (Sonntag, 1979a).

3.2. Acides gras insaturés

Les acides gras contenant 1, 2 ou 3 doubles liaisons et 18 atomes de carbone constituent les acides gras insaturés les plus importants du monde végétal et du monde animal terrestre ; ceux qui

contiennent 4 ou plus de 4 doubles liaisons et de 20 à 24 atomes de carbone se rencontrent principalement dans les huiles marines.

3.2.1. Acides gras monoinsaturés

A l'exception notamment de l'acide érucique (C22 : 1(13)), la majorité des acides gras monoinsaturés qui ne possèdent pas leur double liaison en position 9 sont des constituants mineurs de la plupart des graisses dans lesquelles ils sont présents.

Parmi les acides gras monoinsaturés, l'acide palmitoléique (C16 : 1(9)) est largement représenté, tout comme l'acide oléique (C18 : 1(9)), mais il est présent en quantités bien moins importantes que ce dernier. L'acide palmitoléique est un constituant de presque toutes les catégories de plantes et d'animaux, des espèces les plus évoluées aux moins évoluées. Les huiles d'animaux marins en contiennent généralement de 15 à 20 %, les huiles de poissons entre 8 et 15 % (Sonntag, 1979a), tandis que la matière grasse du lait en contient 1,5 % (Jenkins, 1998). La plupart des huiles issues des graines ont des teneurs inférieures à 1 %, à l'exception de l'huile d'olive (1,6 %) (Sonntag, 1979a). L'acide oléique est l'acide gras le plus distribué de tous ; il se rencontre dans presque toutes les graisses végétales et animales et peut représenter plus de 50 % des acides gras totaux. Des sources importantes d'acide oléique sont l'huile d'olive (65 à 85 %) (Sonntag, 1979c), l'huile d'arachide (45 %) (National Research Council, 2001) et l'huile de pécan (85 %) (Sonntag, 1979a). Peu de graisses contiennent moins de 10 % d'acide oléique. L'acide *trans* vaccénique (C18 : 1(*trans* 11)) et l'acide élaidique (C18 : 1 (*trans* 9)) ne se rencontrent pas dans les graisses d'origine végétale, mais constitueraient entre 5 et 10 % de la graisse de bœuf (Sonntag, 1979a). L'acide érucique (C22 : 1(13)), quant à lui, est présent dans la matière grasse des graines de crucifères, telles que l'huile de colza (Sonntag, 1979a). L'acide cétoléique (C22 : 1(11)) est un constituant mineur de nombreuses huiles marines, de même que l'acide sélacholéique (C24 : 1(15)) présent uniquement à l'état de traces (Sonntag, 1979a).

3.2.2. Acides gras polyinsaturés

Les acides gras polyinsaturés à moins de 18 atomes de carbone sont absents ou présents en quantités extrêmement faibles dans les graisses végétales et animales, mais les acides gras en C14 et en C16 ont été mentionnés dans les huiles d'animaux marins.

Les acides gras polyinsaturés les plus importants et les plus répandus sont l'acide linoléique (C18 : 2(9,12)) et l'acide α -linolénique (C18 : 3(9,12,15)). Ils appartiennent respectivement à la famille des ω -6 et des ω -3.

L'acide linoléique est l'acide gras polyinsaturé le plus distribué et le plus abondant. Il est également un acide gras essentiel. Présent dans les huiles végétales, sa teneur moyenne varie : 40 % dans l'huile

de tournesol, 52 % dans l'huile de coton, 51 % dans l'huile de soja, 58 % dans l'huile de maïs, 41 % dans l'huile de sésame (National Research Council, 2001). L'acide α -linoléique est également largement rencontré dans la nature, surtout comme composant majeur des huiles végétales hautement insaturées. Lorsque sa teneur atteint 35 %, l'huile n'est plus considérée comme une huile comestible mais est dite siccative, c'est-à-dire accélérant le séchage des vernis et des peintures. L'huile de lin en contient 53 % (National Research Council, 2001). La teneur dans les graisses animales est relativement faible (moins de 1 %), excepté chez le cheval au pâturage (10 %) (Bowland et Newell, 1974). L'acide arachidonique (C20 : 4(5,8,11,14)) se rencontre quant à lui dans les graisses d'origine animale ; il constitue moins de 1 % du lard et du suif (Sonntag, 1979a).

Enfin, les acides gras polyinsaturés à plus de 4 doubles liaisons, tels que le C20 : 5(5,8,11,14,17) (acide icosapentaénoïque), le C22 : 5(4,8,12,15,19) (acide docosapentaénoïque) et le C22 : 6(4,7,10,13,16,19) (acide docosahexaénoïque), sont présents dans les huiles marines. Le C20 : 5 et le C22 : 6 peuvent être isolés à partir de l'huile de hareng ou de foie de morue, où leurs teneurs atteignent 9 %, tandis que le C22 : 5 se rencontre dans presque toutes les huiles d'origine marine (Sonntag, 1979a ; Aidos *et al.*, 2002).

Le lecteur qui souhaiterait en apprendre davantage sur les sources alimentaires d'acides gras peut consulter l'ouvrage récent et très complet de Dacosta (2004).

4. Conclusion

Les acides gras constituent une famille de molécules caractérisées par une structure chimique de base identique, une chaîne hydrocarbonée saturée ou insaturée, pourvue d'une fonction carboxylique terminale. Trois nomenclatures différentes coexistent pour désigner ces substances. Il s'agit de la nomenclature biochimique, qui a défini le nom systématique, de la nomenclature oméga, utilisée par les nutritionnistes et de la nomenclature usuelle dont sont issus les noms communs de la majorité des acides gras. L'existence de ces 3 nomenclatures a tendance à créer ambiguïté et confusion.

Les acides gras sont présents dans de nombreux produits d'origine animale et végétale. Parmi les acides gras saturés, le C12, le C16 et le C18 sont les plus fréquents ; au sein des acides gras monoinsaturés, il s'agit du C18 : 1 et dans une moindre mesure du C16 : 1, tandis que parmi les acides gras polyinsaturés, le C18 : 2 et le C18 : 3 sont les plus répandus.

5. Références

AIDOS I., MASBERNAT-MARTINEZ S., LUTEN J.B., BOOM R.M., VAN DER PADT A.
Composition and stability of herring oil recovered from sorted byproducts as compared to oil from mixed byproducts. *J. Agric. Food Chem.*, 2002, **50**, 2818-2824.

BOWLAND J.P., NEWELL J.A. Fatty acid composition of shoulder fat and perinephric fat from pasture-fed horses. *Can. J. Anim. Sci.*, 1974, **54**, 373-376.

DACOSTA Y. Les acides gras oméga-3. Synthèse des connaissances actuelles. Dacosta Y. : Paris, 2004, 313 p.

FORMO M.W. Physical properties of fats and fatty acids. In : Swern D. (Ed.), Bailey's industrial oil and fat products, volume 1. Fourth edition. Wiley-Interscience : New-York, 1979, 177-232.

HART H. Alkanes and cycloalkanes ; conformational and geometric isomerism. In: Hart H., Organic chemistry: a short course. Seventh edition. Houghton Mifflin Company : Boston, 1987, 40-66.

HENNEN G. Les matériaux biologiques de base. In : Hennen G., Biochimie 1^{er} cycle. Dunod : Paris, 1995, 8-35.

INTERNATIONAL UNION OF PURE AND APPLIED CHEMISTRY AND INTERNATIONAL UNION OF BIOCHEMISTRY COMMISSION ON BIOCHEMICAL NOMENCLATURE. La nomenclature des lipides. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1968, **50**, 1363-1378.

INTERNATIONAL UNION OF PURE AND APPLIED CHEMISTRY AND INTERNATIONAL UNION OF BIOCHEMISTRY COMMISSION ON BIOCHEMICAL NOMENCLATURE. The nomenclature of lipids. *J. Lipid Res.*, 1978, **19**, 114-129.

IVERSON J.L., EISNER J., FIRESTONE D. Detection of trace fatty acids in fats and oils by urea fractionation and gas-liquid chromatography. *J. Am. Oil Chem. Soc.*, 1965, **42**, 1063-1068.

JENKINS T.C. Fatty acid composition of milk from Holstein cows fed oleamide or canola oil. *J. Dairy Sci.*, 1998, **81**, 794-800.

KRAMER J.K., PARODI P.W., JENSEN R.G., MOSSOBA M.M., YURAWECZ M.P., ADLOF R.O. Rumenic acid : a proposed name for the major conjugated linoleic acid isomer found in natural products. *Lipids*, 1998, **33**, 835.

LEHNINGER A.L. Lipids, lipoproteins, and membranes. In : Lehninger A.L., Biochemistry. Second edition. Worth Publishers : New York, 1975, 279-308.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. Nutrient requirements of dairy cattle. Seventh revised edition. National Academy Press : Washington, 2001, 381 p.

PARIZA M.W., YEONHWA P., COOK M.E. The biologically active isomers of conjugated linoleic acid. *Progr. Lipid Res.*, 2001, **40**, 283-298.

ROCHE H.M., NOONE E., NUGENT A., GIBNEY M.J. Conjugated linoleic acid : a novel therapeutic nutrient ? *Nutr. Res. Rev.*, 2001, **14**, 173-187.

SONNTAG N.O.V. Structure and composition of fats and oils. In : Swern D. (Ed.), Bailey's industrial oil and fat products, volume 1. Fourth edition. Wiley-Interscience : New-York, 1979a, 1-98.

SONNTAG N.O.V. Reactions of fats and fatty acids. In : Swern D. (Ed.), Bailey's industrial oil and fat products, volume 1. Fourth edition. Wiley-Interscience : New-York, 1979b, 99-175.

SONNTAG N.O.V. Composition and characteristics of individual fats and oils. In : Swern D. (Ed.), Bailey's industrial oil and fat products, volume 1. Fourth edition. Wiley-Interscience : New-York, 1979c, 289-477.

SREENIVASAN B. Component fatty acids and composition of some oils and fats. *J. Am. Oil Chem. Soc.*, 1968, **45**, 259-265.

Tableau I : Masse moléculaire et point de fusion des principaux acides gras (Formo, 1979 ; Sonntag, 1979a ; 1979b)

	<i>Acide gras</i>	<i>Masse moléculaire (Kda)</i>	<i>Point de fusion (°C)</i>
<i>saturé</i>			
C4 : 0	butyrique	88,10	-7,9
C6 : 0	caproïque	116,16	-3,4
C8 : 0	caprylique	144,21	16,7
C10 : 0	caprique	172,26	31,6
C12 : 0	laurique	200,31	44,2
C14 : 0	myristique	228,36	54,4
C16 : 0	palmitique	256,42	62,9
C18 : 0	stéarique	284,47	69,6
C20 : 0	arachidique	312,52	75,4
C22 : 0	béhénique	340,57	80,0
C24 : 0	lignocérique	368,62	84,2
<i>insaturé</i>			
C12 : 1	laurooléique	198,29	-(¹)
C14 : 1	myristoléique	226,34	-(¹)
C16 : 1	palmitoléique	254,39	-(¹)
C18 : 1	oléique	282,44	-(¹)
C20 : 1	gadoléique	310,50	-(¹)
C22 : 1	érucique	338,55	-(¹)
C24 : 1	sélacholéique	366,60	-(¹)
C18 : 2	linoléique	280,43	-(¹)
C18 : 3	α -linolénique	278,41	-(¹)
C20 : 4	arachidonique	304,45	-(¹)

(¹) Le point de fusion des acides gras insaturés varie de -50 à 30 °C

Tableau II : Principaux acides gras saturés et insaturés retrouvés à l'état naturel (International Union of Pure and Applied Chemistry and International Union of Biochemistry Commission on Biochemical Nomenclature, 1978 ; Kramer *et al.*, 1998)

Symbole (nomenclature normalisée)	Symbole (nomenclature oméga)	Structure chimique	Nom systématique de l'acide	Nom commun de l'acide
<i>Acides gras saturés</i>				
C1 : 0	C1 : 0	CHOOH	Méthanoïque	formique
C2 : 0	C2 : 0	CH ₃ COOH	Éthanoïque	acétique
C3 : 0	C3 : 0	CH ₃ CH ₂ COOH	Propanoïque	propionique
C4 : 0	C4 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₂ COOH	Butanoïque	butyrique
C5 : 0	C5 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₃ COOH	Pentanoïque	valérique
C5 : 0 <i>iso</i>	C5 : 0 <i>iso</i>	CH ₃ CHCH ₃ CH ₂ COOH	Méthyl-3 butanoïque	isovalérique
C6 : 0	C6 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₄ COOH	Hexanoïque	caproïque
C7 : 0	C7 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₅ COOH	Heptanoïque	énanthique
C8 : 0	C8 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₆ COOH	Octanoïque	caprylique
C9 : 0	C9 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₇ COOH	Nonanoïque	pélgargonique
C10 : 0	C10 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₈ COOH	Décanoïque	caprique
C12 : 0	C12 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₁₀ COOH	Dodécanoïque	laurique
C14 : 0	C14 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₁₂ COOH	Tétradécanoïque	myristique
C16 : 0	C16 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₁₄ COOH	Hexadécanoïque	palmitique
C18 : 0	C18 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₁₆ COOH	Octadécanoïque	stéarique
C20 : 0	C20 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₁₈ COOH	Icosanoïque ¹	arachidique
C22 : 0	C22 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₂₀ COOH	Docosanoïque	béhénique
C24 : 0	C24 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₂₂ COOH	Tétracosanoïque	lignocérique
C26 : 0	C26 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₂₄ COOH	Hexacosanoïque	cérotique
C28 : 0	C28 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₂₆ COOH	Octacosanoïque	montanique
C30 : 0	C30 : 0	CH ₃ (CH ₂) ₂₈ COOH	Tricontanoïque	mélissique

Symbole (nomenclature normalisée)	Symbole (nomenclature oméga)	Structure chimique	Nom systématique de l'acide	Nom commun de l'acide
<i>Acides gras monoinsaturés</i>				
C12 : 1(9)	C12 : 1 ω-3	CH ₃ CH ₂ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>cis</i> -9-dodécénoïque	laurooléique
C14 : 1(9)	C14 : 1 ω-5	CH ₃ (CH ₂) ₃ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>cis</i> -9-tétradécénoïque	myristoléique
C16 : 1(9)	C16 : 1 ω-7	CH ₃ (CH ₂) ₅ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>cis</i> -9-hexadécénoïque	palmitoléique
C18 : 1(<i>trans</i> 6)	C18 : 1 ω-12	CH ₃ (CH ₂) ₁₀ CH=CH(CH ₂) ₄ COOH	<i>trans</i> -6-octadécénoïque	pétrosélaidique
C18 : 1(9)	C18 : 1 ω-9	CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>cis</i> -9-octadécénoïque	oléique
C18 : 1(<i>trans</i> 9)	C18 : 1 ω-9	CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>trans</i> -9-octadécénoïque	élaidique
C18 : 1(11)	C18 : 1 ω-7	CH ₃ (CH ₂) ₅ CH=CH(CH ₂) ₉ COOH	<i>cis</i> -11-octadécénoïque	vaccénique
C18 : 1(<i>trans</i> 11)	C18 : 1 ω-7	CH ₃ (CH ₂) ₅ CH=CH(CH ₂) ₉ COOH	<i>trans</i> -11-octadécénoïque	<i>trans</i> vaccénique
C20 : 1(9)	C20 : 1 ω-11	CH ₃ (CH ₂) ₉ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>cis</i> -9-icosénoïque ⁽¹⁾	gadoléique
C22 : 1(11)	C22 : 1 ω-11	CH ₃ (CH ₂) ₉ CH=CH(CH ₂) ₉ COOH	<i>cis</i> -11-docosénoïque	cétoléique
C22 : 1(13)	C22 : 1 ω-9	CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₁₁ COOH	<i>cis</i> -13-docosénoïque	érucique
C24 : 1(15)	C24 : 1 ω-9	CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₁₃ COOH	<i>cis</i> -15-tétracosénoïque	sélacholéique
<i>Acides gras polyinsaturés</i>				
C18 : 2(9,12)	C18 : 2 ω-6	CH ₃ (CH ₂) ₄ CH=CHCH ₂ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>cis,cis</i> -9,12-octadécadiénoïque	linoléique
C18 : 2(9, <i>trans</i> 11)	C18 : 2 ω-7	CH ₃ (CH ₂) ₅ CH=CHCH=CH(CH ₂) ₇ COOH	<i>cis,trans</i> -9,11-octadécadiénoïque	linoléique conjugué <i>cis</i> -9, <i>trans</i> -11 ou ruménique
C18 : 2(<i>trans</i> 10,12)	C18 : 2 ω-6	CH ₃ (CH ₂) ₄ CH=CHCH=CH(CH ₂) ₈ COOH	<i>trans,cis</i> -10,12-octadécadiénoïque	linoléique conjugué <i>trans</i> -10, <i>cis</i> -12
C18 : 3(6,9,12)	C18 : 3 ω-6	CH ₃ (CH ₂) ₃ (CH ₂ CH=CH) ₃ (CH ₂) ₄ COOH	<i>cis,cis,cis</i> -6,9,12-octadécatriénoïque	γ-linolénique
C18 : 3(9,12,15)	C18 : 3 ω-3	CH ₃ (CH ₂ CH=CH) ₃ (CH ₂) ₇ COOH	<i>cis,cis,cis</i> -9,12,15-octadécatriénoïque	α-linolénique
C18 : 3(9, <i>trans</i> 11, <i>trans</i> 13)	C18 : 3 ω-5	CH ₃ (CH ₂) ₃ (CH=CH) ₃ (CH ₂) ₇ COOH	<i>cis,trans,trans</i> -9,11,13-octadécatriénoïque	α-élostéarique
C20 : 4(5,8,11,14)	C20 : 4 ω-6	CH ₃ (CH ₂) ₄ (CH=CHCH ₂) ₃ CH=CH(CH ₂) ₃ COOH	<i>cis,cis,cis,cis</i> -5,8,11,14-icosatétraténoïque ⁽¹⁾	arachidonique
C20 : 5(5,8,11,14,17)	C20 : 5 ω-3	CH ₃ CH ₂ (CH=CHCH ₂) ₄ CH=CH(CH ₂) ₃ COOH	<i>cis,cis,cis,cis,cis</i> -5,8,11,14,17-icosapentaénoïque ⁽¹⁾	
C22 : 5(4,8,12,15,19)	C22 : 5 ω-3	CH ₃ CH ₂ CH=CH(CH ₂) ₂ CH=CHCH ₂ (CH=CH (CH ₂) ₂) ₃ COOH	<i>cis,cis,cis,cis,cis</i> -4,8,12,15,19-docosapentaénoïque	cuplanodonique
C22 : 6(4,7,10,13,16,19)	C22 : 6 ω-3	CH ₃ CH ₂ (CH=CHCH ₂) ₅ CH=CH(CH ₂) ₂ COOH	<i>cis,cis,cis,cis,cis,cis</i> -4,7,10,13,16,19-docosahexaénoïque	

⁽¹⁾ Le préfixe *icosano* a remplacé *éicosano*

Tableau III : Composition en acides gras de différents produits d'origine animale et végétale⁽¹⁾

<i>Acides gras</i>	<i>Origine végétale</i>										
	Huile de colza ⁽²⁾	Huile de maïs ⁽²⁾	Huile de coton ⁽²⁾	Huile de lin ⁽²⁾	Huile de palmiste ⁽²⁾	Huile d'arachide ⁽²⁾	Huile de sésame ⁽²⁾	Huile de soja ⁽²⁾	Huile de tournesol ⁽²⁾	Huile de coprah ⁽³⁾	Huile d'olive
C4 : 0											
C6 : 0										0-0,8	
C8 : 0										5-9	
C10 : 0										6-10	
C12 : 0										44-52	
C14 : 0	-	0,0	0,8	-	1,0	0,1	-	0,1	-	13-19	0,1-1,2 ⁽³⁾
C16 : 0	4,8	10,9	22,7	5,3	43,5	9,5	8,9	10,3	5,4	8-11	7-16 ⁽³⁾
C16 : 1	0,5	-	0,8	-	0,3	0,1	0,2	0,2	0,2	0-1	1,6 ⁽⁴⁾
C18 : 0	1,6	1,8	2,3	4,1	4,3	2,2	4,8	3,8	3,5	1-3	1-3 ⁽³⁾
C18 : 1	53,8	24,2	17,0	20,2	36,6	44,8	39,3	22,8	45,3	5-8	65-85 ⁽³⁾
C18 : 2	22,1	58,0	51,5	12,7	9,1	32,0	41,3	51,0	39,8	Traces-2,5	4-15 ⁽³⁾
C18 : 3	11,1	0,7	0,2	53,3	0,2	-	0,3	6,8	0,2		
C20 : 0										0-0,4	0,1-0,3 ⁽³⁾
Autres	6,1	4,4	4,7	4,4	5,0	11,3	5,2	5,0	5,6		

<i>Acides gras</i>	<i>Origine animale</i>							
	Lait ⁽⁵⁾	Saindoux ⁽⁶⁾	Suif ⁽⁸⁾	Graisse de mouton ⁽⁸⁾	Graisse de volaille ⁽²⁾	Graisse péri-rénale de cheval ⁽⁹⁾	Huile de hareng ⁽¹⁰⁾	Huile de foie de morue ⁽⁴⁾
C4 : 0	1,92	ND ⁷						
C6 : 0	1,87	ND ⁷						
C8 : 0	1,37	ND ⁷						
C10 : 0	3,61	ND ⁷	0,1	0,3				
C12 : 0	4,39	0,08	0,2	0,6				
C13 : 0		0,01						
C14 : 0	13,54	1,27	2,5	5,5	1,0	4,6	9,0	2,8
C14 : 1	1,13	0,03	0,5	-	-			
C15 : 0		0,02	0,2	0,8				0,3
C16 : 0	33,86	24,0	22,8	25,8	22,1	30,8	14,2	11,6
C16 : 1	1,49	2,82	2,5	1,5	7,2	6,7	5,5	8,6
C17 : 0		0,29	0,5	1,4		0,4		0,3
C18 : 0	9,52	13,0	17,1	30,5	6,5	5,9	2,2	2,7
C18 : 1	23,16	43,5	45,5	30,0	43,0	35,4	7,5	25,2
C18 : 2	2,61	11,2	7,2	1,4	18,5	5,7	1,2	2,5
C18 : 3	0,25	1,30	0,2	0,2	0,9	10,0	1,2	0,7
C18 : 4							3,2	2,2
C20 : 0		0,34	0,1	0,2				
C20 : 1		0,34	0,2	0,1		0,1	10,3	13,1
C20 : 2		0,54						
C20 : 4		0,13						-
C20 : 5		0,04					9,0	9,3
C22 : 0		0,04						
C22 : 1		0,02					17,9	6,3
C22 : 5		0,02						1,0
C22 : 6							8,5	8,6
Autres					0,7			

⁽¹⁾ Teneur exprimée en pourcentage des acides gras totaux (g/100g d'acides gras * 100), sauf huile de hareng, exprimée en pourcentage des lipides totaux (g/100g de lipides *100) ⁽²⁾ National Research Council, 2001 ⁽³⁾ Sonntag, 1979c ⁽⁴⁾ Sonntag, 1979a ⁽⁵⁾ Jenkins, 1998 ⁽⁶⁾ Iverson *et al.*, 1965 ⁽⁷⁾ Non déterminé ⁽⁸⁾ Sreenivasan, 1968 ⁽⁹⁾ Bowland et Newell, 1974 ⁽¹⁰⁾ Aidos *et al.*, 2002

II. Production, digestion et absorption des acides gras chez le ruminant

C. Cuvelier, J.-F. Cabaraux, I. Dufrasne, L. Istasse, J.-L. Hornick

Annales de Médecine Vétérinaire, 2005, 149, 49-59

Résumé

D'un point de vue biochimique, chez le ruminant, il existe deux grands groupes d'acides gras, d'une part les acides gras volatils, issus du métabolisme ruminal des hydrates de carbone alimentaires et d'autre part, les acides gras issus du métabolisme ruminal des lipides. Cette deuxième catégorie comprend les acides gras synthétisés *de novo* par les microorganismes du rumen, mais aussi les acides gras issus de l'hydrolyse des triacylglycérols alimentaires, dont la plupart subissent dans le rumen une biohydrogénation avant leur absorption intestinale. Les acides gras absorbés sont donc toujours plus saturés que les acides gras ingérés.

Summary

Production, digestion and absorption of fatty acids in the ruminant

From a biochemical point of view, in ruminants, there are two major groups of fatty acids. They are firstly the volatile fatty acids from the rumen metabolism of dietary carbohydrates, and secondly the fatty acids from the rumen metabolism of lipids. This second group is made of the fatty acids synthesized by the microorganisms of the rumen and the fatty acids originating from the hydrolysis of dietary triacylglycerols, which are mostly hydrogenated by microorganisms in the rumen before intestinal absorption. In such conditions, the absorbed fatty acids are always more saturated than the ingested fatty acids.

1. Introduction

Dans une précédente synthèse (Cuvelier *et al.*, 2004), la structure chimique des acides gras, leur nomenclature ainsi que les sources alimentaires les plus fréquentes ont été rappelées. Il est apparu que les acides gras sont des acides carboxyliques à chaîne aliphatique hydrophobe, saturés ou insaturés, selon l'absence ou la présence de doubles liaisons.

Ce présent volet aborde la problématique des acides gras chez les ruminants domestiques, qui présentent à cet égard un métabolisme tout à fait spécifique, en raison du transit et de la transformation des substances alimentaires dans le rumen. Cet article a donc pour but de faire le point sur le métabolisme des acides gras, en se focalisant plus particulièrement sur la digestion des hydrates de carbone et des lipides alimentaires au sein du rumen et sur l'absorption intestinale des acides gras chez le ruminant.

2. Le métabolisme ruminal

Les acides gras absorbés par le ruminant sont issus de 2 voies métaboliques distinctes prenant place au sein du rumen. Il s'agit premièrement de la dégradation des hydrates de carbone en acides gras volatils suivie de leur absorption à travers la paroi ruminale, et ensuite du métabolisme des lipides proprement dit, qui génère des acides gras absorbés au niveau de l'intestin grêle.

2.1. Le métabolisme des hydrates de carbone au sein du rumen

Les hydrates de carbone alimentaires comprennent divers composés qui sont issus soit des parois cellulaires végétales, comme la cellulose, l'hémicellulose et les pectines, soit du contenu cellulaire, tels que l'amidon et les sucres solubles (Jarrige *et al.*, 1995). Afin de pouvoir utiliser ces substances pour leur propre métabolisme énergétique, les bactéries ruminales les transforment préalablement en une forme soluble et assimilable en sécrétant dans le milieu ruminal différents enzymes, tels que des cellulases, des hémicellulases, des pectinases et des amylases, qui assureront leur hydrolyse. Les substrats produits à partir des hydrates de carbone alimentaires sont principalement du glucose, de la cellobiose, du xylose et de l'acide galacturonique (Russel et Gahr, 2000). Après hydrolyse, ces substances pénètrent dans les cellules bactériennes, en traversant la membrane plasmique selon un mécanisme actif. Trois systèmes de transport ont été identifiés : un système ATP-dépendant basé sur la force proton-motrice (le substrat est transporté à l'intérieur en même temps qu'un proton ou cation), un transporteur protéique ATP-dépendant (le substrat se lie à une protéine membranaire spécifique qui assure le transport en consommant de l'ATP) ou un système de phosphotransférases dépendant du phosphoénolpyruvate (un groupement phosphate hautement énergétique est transféré depuis le

phosphoénolpyruvate jusqu'au substrat par l'intermédiaire d'une série de phosphoprotéines) (Jouany *et al.*, 1995 ; Russel et Gahr, 2000). Au sein des microorganismes, la majorité de ces composés carbonés sont convertis par le jeu des fermentations anaérobies en un métabolite intermédiaire, le pyruvate. Celui-ci subit une dégradation ultérieure, et les principaux produits terminaux des fermentations sont les acides gras volatils (AGV), le dioxyde de carbone et le méthane. Les AGV les plus représentés sont l'acide acétique, en C2, l'acide propionique, en C3 et l'acide butyrique, en C4, le ratio molaire acétate : propionate : butyrate étant généralement de l'ordre de 65 : 20 : 15 (Bergman, 1990). L'acide valérique, en C5 et l'acide caproïque, en C6, se rencontrent également, mais en proportions nettement inférieures (de 1 à 4 %, les 2 acides confondus) (Jouany *et al.*, 1995).

Les fermentations décrites ci-dessus correspondent à l'intégralité du métabolisme de l'écosystème bactérien ruminal et non pas au métabolisme d'une espèce bactérienne particulière. Il se produit en effet entre espèces microbiennes des transferts de métabolites, les produits terminaux du métabolisme d'une espèce servant de substrats pour le métabolisme d'une autre espèce. Les produits terminaux propres à chaque microorganisme — AGV ou métabolites intermédiaires — quittent la cellule pour rejoindre le liquide ruminal par simple diffusion ou *via* un système de perméases (Russel et Gahr, 2000). Les AGV sont ensuite absorbés à travers l'épithélium ruminal, avec une efficacité d'autant plus grande que la chaîne carbonée est longue, vraisemblablement par diffusion passive des acides non dissociés d'une part, mais aussi et surtout sous forme anionique (Russel et Gahr, 2000). Les AGV étant en effet des acides faibles ($pK \leq 4.8$) et le pH du rumen se rapprochant de la neutralité, ceux-ci sont principalement présents sous forme d'anions — acétate, propionate et butyrate — plutôt que sous forme d'acides — acétique, propionique et butyrique — (Bergman, 1990). Les AGV non dissociés, solubles dans les lipides, traversent la membrane épithéliale, tandis que les AGV dissociés sont absorbés en échange de bicarbonate intracellulaire (Russel et Gahr, 2000).

Les proportions des différents AGV produits sont principalement fonction de la nature du régime. En effet, les microorganismes du rumen sont caractérisés à partir des substrats qu'ils sont capables de dégrader et/ou de fermenter. Les nutriments présents dans la ration conditionnent donc la nature des microorganismes du rumen, qui orientent la production des AGV selon leur métabolisme respectif (tableau I). Les rations riches en fourrages favorisent ainsi la production d'acétate au détriment du propionate, tandis que les rations riches en amidon diminuent la synthèse de l'acétate et favorisent celle du propionate. La production d'acide butyrique est, quant à elle, augmentée lors de régimes contenant des ingrédients riches en sucres solubles, tels que les betteraves (saccharose) ou le lactosérum (lactose) (Jouany *et al.*, 1995).

Remarquons que l'écosystème microbien du rumen est constitué de 3 populations : la microflore, qui comprend une soixantaine d'espèces bactériennes (10^{10} - 10^{11} cellules/ml), la microfaune, composée essentiellement de protozoaires ciliés (10^4 - 10^6 /ml) et des champignons anaérobies cellulolytiques, dont la quantification de la population reste imprécise. Les principales espèces bactériennes du rumen sont regroupées dans le tableau II selon les fonctions dominantes qu'elles sont présumées exercer

(cellulolyse, hémicellulolyse,...) sur la base des résultats expérimentaux obtenus *in vitro* (Fonty *et al.*, 1995). La microfaune ciliée constitue approximativement la moitié de la biomasse microbienne ruminale. Elle comprend 2 catégories de protozoaires, les holotriches et les entodiniomorphes, qui participent dans une certaine mesure au métabolisme ruminal des hydrates de carbone. A la différence des bactéries qui sécrètent dans le milieu ruminal des enzymes hydrolytiques, les protozoaires ingèrent les particules alimentaires ainsi que les bactéries ruminales et les dégradent. Les holotriches fermentent les sucres solubles, les fructosanes ainsi que les grains d'amidon de petite taille et ils stockent l'excédent sous forme d'amylopectine — excédent qui est réutilisé lorsque l'apport en nutriments diminue —. D'une façon générale, les ciliés entodiniomorphes utilisent moins bien les sucres solubles. Ils ingèrent, dégradent, stockent et fermentent les grains d'amidon selon leurs besoins et les disponibilités. Il semblerait qu'ils assurent également la dégradation de la cellulose et de l'hémicellulose. Il est cependant difficile de distinguer la contribution réelle des protozoaires dans leur digestion, car les particules végétales ingérées sont vraisemblablement colonisées par des bactéries et/ou contaminées par des enzymes cellulolytiques d'origine bactérienne ou fongique. Les produits terminaux issus des fermentations des protozoaires ciliés, holotriches et entodiniomorphes, sont toujours relativement similaires, à savoir l'acétate, le butyrate, le lactate, le CO₂ et le H₂ (Bohatier, 1991 ; Prins, 1991 ; Fonty *et al.*, 1995).

Les champignons présents dans le rumen sont également capables d'utiliser une grande variété d'hydrates de carbone comme source d'énergie, mais leur contribution quantitative aux fermentations n'est pas connue, surtout en raison de l'impossibilité actuelle d'évaluer la biomasse fongique (Fonty *et al.*, 1995). Lors de leur phase végétative, ils se développent sur les fragments végétaux immédiatement après leur entrée dans le rumen (Bauchop, 1979) et déploient une large gamme de polysaccharidases et de glycosidases extracellulaires, qui leur permettent de dégrader la cellulose, l'hémicellulose et les oligosaccharides formés. Ils sont toutefois incapables de dégrader les pectines et l'acide polygalacturonique. Les métabolites terminaux des fermentations fongiques sont identiques dans les différentes espèces et comprennent l'acétate, le lactate, l'éthanol, le formate, le CO₂ et l'H₂ (Fonty *et al.*, 1995).

Bien que véritables déchets du métabolisme bactérien, les AGV constituent pour le ruminant une source majeure d'énergie, puisqu'ils procurent 60 à 80 % de l'énergie totale dont il a besoin (Russel et Gahr, 2000). A eux seuls, les organes digestifs drainés par la veine porte — estomacs, intestin grêle et gros intestin — revendiquent approximativement 24 % du métabolisme énergétique corporel total (Johnson *et al.*, 1990). Le rumen a recours à 2 types de substrats pour couvrir ses besoins énergétiques, à savoir le glucose artériel et les AGV, issus des fermentations ruminales (Bergman, 1990 ; Britton et Krehbiel, 1993). Ainsi, une fraction importante des AGV absorbés est directement métabolisée par les tissus épithéliaux du rumen. Cette consommation est estimée approximativement à 30 % de l'acétate, 50 % du propionate et 90 % du butyrate produits dans la lumière ruminale. Cette théorie est

actuellement remise en question par Kristensen (2005), qui vient de montrer que l'épithélium ruminal ne métabolisait pas l'acétate et seulement une faible proportion du propionate absorbé (5 à 10 %). Cette divergence provient de ce que Bergman et Wolff, en 1971, ayant constaté que l'absorption des AGV par la veine porte était substantiellement plus faible que la production ruminale, avaient conclu à une métabolisation importante des AGV par l'épithélium ruminal. Pour Kristensen (2005), il s'agirait plutôt d'une utilisation de l'acétate par les bactéries ruminales dans leurs voies anaboliques. L'épithélium ruminal serait tout de même le siège d'une importante métabolisation du butyrate et du valérate (45 à 85 %), alors que les autres viscères drainés par la veine porte utiliseraient quant à eux l'acétate artériel comme substrat pour leur métabolisme énergétique, à raison de ± 30 % de l'acétate absorbé par l'épithélium ruminal. Les AGV non métabolisés à ce niveau sont quant à eux déversés dans la circulation veineuse pour rejoindre la veine porte et le foie (Bergman, 1990).

Le tractus digestif postérieur du ruminant (caecum, colon) fournit aussi une certaine quantité d'AGV, résultant de fermentations anaérobies microbiennes. Tout comme dans le rumen, les principaux AGV produits sont l'acétate, le propionate et le butyrate, dans un ratio approximatif 70 : 20 : 10 (Bergman, 1990). Cette production, quoique nettement inférieure à celle du rumen, est tout de même non négligeable, puisqu'elle permettrait de couvrir 9 % des besoins énergétiques totaux du ruminant (Siciliano-Jones et Murphy, 1989).

2.2. Le métabolisme lipidique ruminal

Le métabolisme lipidique dans le rumen est caractérisé par l'existence de 2 phénomènes concomitants, d'une part une lipolyse des triacylglycérols alimentaires suivie d'une hydrogénation des acides gras, et d'autre part une synthèse lipidique réalisée par les microorganismes du rumen.

2.2.1. Lipolyse et biohydrogénation

Les rations de ruminants contiennent généralement de l'ordre de 3 % de lipides dans la matière sèche (MS). La nature des lipides présents dépend des différents ingrédients de la ration. Les lipides des céréales, des protéagineux, des oléagineux et de leurs dérivés (les tourteaux) sont principalement constitués de triacylglycérols (98 %), à caractère majoritairement insaturé. Les lipides des céréales (1 à 6 % de la MS environ), sont surtout composés d'acide linoléique (C18 : 2), d'acide oléique (C18 : 1) et d'acide palmitique (C16 : 0). Les graines de protéagineux contiennent entre 1 et 10 % de lipides, principalement sous forme d'acide linoléique (C18 : 3), de C18 : 2, de C18 : 1 et de C16 : 0. Les graines d'oléagineux, dosant environ 15 à 50 % de lipides, ainsi que les tourteaux qui en dérivent (1 à 10 % de lipides), sont quant à eux constitués en grande partie de C18 : 2 et de C18 : 1, le lin faisant exception puisqu'il contient majoritairement du C18 : 3, ainsi que les tourteaux de cocotier et de palmiste, qui présentent des teneurs très élevées en acide laurique (C12 : 0) (Sauvant *et al.*, 2002).

L'herbe et ses dérivés contiennent approximativement 3 % de lipides, localisés majoritairement dans les feuilles. Ceux-ci sont constitués de plus de 50 % de galactolipides — mono- et digalactosyldiglycérides dont l'acide gras prédominant est le C18 : 3, suivi du C16 : 0 et du C18 : 2 — et d'environ 25 % de phospholipides — principalement phosphatidylcholine, phosphatidylglycérol et phosphatidyléthanolamine — (Jarrige *et al.*, 1995 ; Harfoot et Hazlewood, 1997 ; Sauvant *et al.*, 2002).

Le rumen est le siège d'une activité lipolytique intense et rapide, s'exerçant à la fois sur les galactolipides, les phospholipides et les triacylglycérols, mais aussi sur d'autres substrats lipidiques tels que les esters de stérols par exemple. La source des enzymes hydrolytiques, leur distribution parmi les microorganismes du rumen ainsi que leur mode d'action sont cependant encore peu connus. Les triacylglycérols alimentaires, tout d'abord, sont hydrolysés par la flore lipolytique ruminale, ce qui permet la production d'acides gras libres et de glycérol. Il semblerait qu'il n'y ait pas production de composés intermédiaires tels que des monoacylglycérols ou des diacylglycérols (Tamminga et Doreau, 1991). Différentes souches de bactéries produisent des lipases extracellulaires. Parmi celles-ci se trouve *Anaerovibrio lipolytica* (tableau II), l'une des bactéries lipolytiques les plus actives (Prins *et al.*, 1975), qui est capable d'hydrolyser les triacylglycérols mais qui n'attaque pas les galactolipides et les phospholipides (Fonty *et al.*, 1995). Selon certains auteurs, des lipases d'origine végétale, présentes dans les feuilles, seraient principalement responsables de l'hydrolyse des acides gras estérifiés chez les animaux en pâture ; cette hypothèse n'a cependant pas été corroborée par des expériences ultérieures (Faruque *et al.*, 1974). Dans la littérature, les données relatives à l'hydrolyse des galactolipides sont peu abondantes et parfois contradictoires. Ceux-ci seraient hydrolysés par des galactolipases d'origines végétale et bactérienne dont les contributions respectives sont variables et opposées selon les auteurs (Faruque *et al.*, 1974 ; Dawson *et al.*, 1977). Les phospholipides sont quant à eux hydrolysés par une faible proportion de souches bactériennes, dont notamment des souches non cellulolytiques de *Butyrivibrio fibrisolvens* (Hazlewood et Dawson, 1975). Des phospholipases endogènes sont également présentes dans les tissus végétaux, mais sont inhibées par la salive (Dawson et Hemington, 1974). Jusqu'à présent, aucune activité lipolytique n'a pu être attribuée aux champignons du rumen. De même, l'implication des protozoaires ciliés dans l'hydrolyse des lipides alimentaires n'a pas été prouvée de façon claire (Harfoot et Hazlewood, 1997).

Le taux d'hydrolyse des triacylglycérols non protégés est relativement élevé, soit 85 à 95 % et ce taux est d'autant plus élevé que le régime alimentaire est riche en lipides (Bauchart *et al.*, 1990a). Les régimes riches en azote et/ou en fibres semblent également donner des taux de lipolyse plus importants, à l'opposé de ceux riches en amidon (Gerson *et al.*, 1983 ; Gerson *et al.*, 1985 ; Van Nevel et Demeyer, 1996).

L'hydrolyse des lipides alimentaires permet la libération d'une part des acides gras et d'autre part du glycérol et du galactose, qui sont rapidement fermentés en AGV, principalement en propionate et en butyrate (Tamminga et Doreau, 1991). La fraction insaturée des acides gras subit une hydrogénation par les microorganismes du rumen. Les bactéries ruminales agissent à ce niveau en symbiose, puisque les différentes populations échangent entre elles les intermédiaires de la biohydrogénation. Les souches bactériennes isolées sont en effet incapables de réaliser toutes les étapes de la biohydrogénation à elles seules. C'est ainsi que Kemp et Lander (1984) ont classé les bactéries en 2 groupes, A et B, en fonction du substrat qu'elles utilisent. Le groupe A comprend des bactéries capables d'hydrogéner l'acide linoléique et l'acide α -linolénique en acide *trans*-vaccénique ou C18 : 1 (*trans*-11) mais incapables de réaliser l'hydrogénation des acides C18 : 1 (*cis*-9, *cis*-11, *trans*-9, et *trans*-11). Le groupe B est constitué de bactéries réalisant d'une part l'hydrogénation de ces acides C18 : 1 en acide stéarique ou C18 : 0, et d'autre part l'hydrogénation de l'acide α -linolénique en C18 : 1 (*cis*-15 ou *trans*-15) et de l'acide γ -linolénique en acide stéarique (Kemp et Lander, 1984). Des recherches récentes ont néanmoins permis d'isoler une souche de *Butyrivibrio hungatei* capable de convertir directement l'acide α -linolénique en acide stéarique (Van de Vossenberg et Joblin, 2003). Cette découverte pourrait remettre en question la classification établie par Kemp et Lander (1984). La biohydrogénation des acides gras insaturés est une réaction chimique mise en œuvre par de multiples variétés de bactéries, se déroulant en plusieurs phases et donnant lieu à la formation de nombreux acides gras saturés et/ou insaturés. Les principales réactions biochimiques peuvent se résumer de la manière suivante (figure 1) :

- La première étape de la biohydrogénation est une réaction d'isomérisation, au cours de laquelle les acides gras insaturés pourvus d'une double liaison *cis* sur le carbone 12 sont convertis en leur isomère *trans*-11. L'isomérase responsable de cette réaction, isolée chez *Butyrivibrio fibrisolvens* (Kepler et Tove, 1967), n'est cependant active que lorsque la configuration en diène *cis*-9, *cis*-12 est présente et lorsque la fonction carboxyle de l'acide gras est libre. L'hydrogénation est donc une étape qui suit nécessairement la phase d'hydrolyse (Kepler *et al.*, 1970 ; 1971).
- L'acide linoléique, C18 : 2 (9, 12) est présent en quantités importantes dans les régimes riches en concentrés. La formation d'une double liaison *trans* en position 11 donne naissance à l'acide linoléique conjugué (CLA, *conjugated linoleic acid*) *cis*-9 *trans*-11, communément appelé acide ruménique (Kepler *et al.*, 1966 ; Kramer *et al.*, 1998). Ce CLA est absorbé ou subit l'action d'une réductase microbienne qui réalise l'hydrogénation de la double liaison *cis* en position 9 du C18 : 2, donnant ainsi naissance à l'acide *trans* vaccénique, C18 : 1 *trans*-11. Celui-ci peut alors à son tour être absorbé ou être transformé en C18 : 0 (Harfoot et Hazlewood, 1997). Lorsqu'il est absorbé, le C18 : 1 (*trans*-11) est un précurseur pour la synthèse des CLA au niveau tissulaire. Ce composé peut

en effet être converti par une Δ^9 -désaturase en C18 : 2 (*cis*-9, *trans*-11) tant dans la glande mammaire qu'au niveau du gras intramusculaire et sous-cutané, et cette voie métabolique constitue la source principale de CLA *cis*-9, *trans*-11 au niveau tissulaire (Griinari *et al.*, 2000 ; Raes *et al.*, 2004b). L'acide linoléique peut parallèlement suivre une autre voie de transformation. Verhulst et collaborateurs (1985) ont en effet identifié des souches bactériennes pourvues d'une isomérase qui transforme le C18 : 2 (9, 12) en acide linoléique conjugué *trans*-10, *cis*-12. Ce CLA est ensuite absorbé ou bien subit une hydrogénation de la double liaison en position 12, ce qui conduit à la formation de C18 : 1 (*trans*-10), qui peut à son tour être absorbé (Lawson *et al.*, 2001). La biohydrogénation de l'acide linoléique permet ainsi la synthèse des CLA *cis*-9, *trans*-11 et *trans*-10, *cis*-12. Les CLA font actuellement l'objet de nombreuses recherches, en raison de leurs effets potentiels anticarcinogènes, immuno-modulateurs et anti-adipogènes (Bessa *et al.*, 2000 ; Pariza *et al.*, 2001 ; Roche *et al.*, 2001). Par ailleurs, tous les autres acides gras en C18 : 2 pourvus de 2 doubles liaisons *cis* séparées par un groupement méthylène, à l'exception de l'isomère C18 : 2 (14, 17), subissent une hydrogénation au moins jusqu'au stade C18 : 1 (Kemp *et al.*, 1984a).

- L'acide α -linoléique, C18 : 3 (9, 12, 15), est l'acide gras insaturé prédominant dans le régime des ruminants en pâture. Une réaction initiale d'isomérisation s'attaquant à la liaison *cis*-12 s'opère, transformant l'acide α -linoléique en un intermédiaire conjugué, le C18 : 3 (9, *trans*-11, 15). Ce triène subit ensuite l'hydrogénation de la double liaison en position 9, ce qui permet la formation de C18 : 2 (*trans*-11, 15). Une hydrogénation supplémentaire avec éventuellement une isomérisation donne naissance à un acide gras monoinsaturé, majoritairement du C18 : 1 (*trans*-11), mais aussi du C18 : 1 (*trans*-15) ou du C18 : 1 (*cis*-15) (Kemp *et al.*, 1975 ; Hazlewood *et al.*, 1976 ; Harfoot et Hazlewood, 1997). A l'opposé de la biohydrogénation de l'acide linoléique, les voies de transformation de l'acide α -linoléique n'impliquent pas la synthèse de CLA comme intermédiaires. Elles permettent par contre la synthèse d'acide *trans*-vaccénique, précurseur pour les synthèses des acides gras saturés dans le rumen et des CLA au niveau tissulaire. En outre, le CLA *trans*-10, *cis*-12 ne peut être produit qu'au niveau ruminal, car il n'existe pas d'enzyme de désaturation capable d'ajouter une double liaison en position 12 sur le C18 : 1 *trans*-10 (Raes *et al.*, 2004a).
- L'acide γ -linoléique, C18 : 3 (6, 9, 12), isomère constitutionnel de l'acide α -linoléique, n'est présent qu'en faibles quantités dans les lipides animaux et végétaux par rapport à la forme α . Il subit une isomérisation qui donne naissance à un triène conjugué, le C18 : 3 (6, 9, *trans*-11), qui est ensuite hydrogéné pour former du C18 : 2 (6, *trans*-11). Ce composé est à nouveau hydrogéné pour former de l'acide *trans*-vaccénique tout d'abord, puis de l'acide stéarique (Harfoot et Hazlewood, 1997).

-
- L'acide oléique, C18 : 1 (9), est transformé en acide stéarique C18 : 0 ou soumis à l'action d'isomérases qui peuvent le convertir en une multitude d'acides gras monoinsaturés de configuration *trans*, parmi lesquels se trouvent l'acide élaidique, C18 : 1 (*trans*-9), et l'acide *trans*-vaccénique (Mosley *et al.*, 2002 ; van de Vossenberg et Joblin, 2003). L'acide vaccénique, C18 : 1 (11), peut être lui aussi hydrogéné pour former de l'acide stéarique ou donner naissance à un ensemble d'acides gras monoinsaturés de configuration *trans*, constitué principalement d'acide *trans*-vaccénique. La biohydrogénation des acides gras monoinsaturés en C18 de configuration *cis* conduit donc à la formation d'acides gras saturés d'une part, et d'acides gras monoinsaturés de configuration *trans* d'autre part (van de Vossenberg et Joblin, 2003). Le devenir de ces différents isomères en C18 : 1 *trans* n'est cependant pas clair, exception faite de l'acide *trans*-vaccénique, qui est directement absorbé ou hydrogéné en acide stéarique, et pour lequel aucune isomérisation parallèle n'a été rapportée jusqu'à présent. Une étude récente a retracé le métabolisme de l'un de ces acides gras en C18 : 1 *trans*, l'acide élaidique, et a montré qu'il était converti en acide stéarique (Kemp *et al.*, 1984b ; Proell *et al.*, 2002 ; van de Vossenberg et Joblin, 2003) mais qu'il subissait également une isomérisation enzymatique conduisant à la formation de nombreux isomères constitutionnels et/ou géométriques (acide *trans*-vaccénique, C18 : 1 (*trans*-6), C18 : 1 (*trans*-7), acide vaccénique, acide oléique) (Proell *et al.*, 2002).
 - Enfin, les acides gras polyinsaturés en C20 et C22, présents en quantités importantes dans les huiles de poisson, sont le sujet d'une controverse, certains auteurs considérant qu'ils font l'objet d'une hydrogénation négligeable (Ashes *et al.*, 1992), d'autres au contraire estimant que ces acides gras sont largement hydrogénés (Doreau et Chilliard, 1997b).

Certains facteurs peuvent affecter les biohydrogénations ruminales. Les acides linoléique et linolénique sont respectivement caractérisés par un pourcentages d'hydrogénation de 80 et 92 % en moyenne. Il semblerait ne pas y avoir de relation entre ce pourcentage et la quantité totale ou individuelle d'acides gras ingérée (Doreau et Ferlay, 1994). En revanche, ce pourcentage tend à diminuer lors d'ingestion de quantités élevées de concentrés. Les taux moyens d'hydrogénation pour les acides linoléique et linolénique passent ainsi respectivement sous les 60 et 70 % lors d'ingestion de ration contenant plus de 70 % de concentrés. La nature de la ration est donc un facteur qui affecte de façon non négligeable l'étendue des biohydrogénations (Doreau et Chilliard, 1997a). La présence de quantités importantes de concentrés dans le régime est en effet toujours associée à un faible pH ruminal, qui diminue la lipolyse et par conséquent les biohydrogénations, puisque seuls les acides gras libres peuvent être hydrogénés par les microorganismes du rumen (Van Nevel et Demeyer, 1996 ; Doreau et Chilliard, 1997a). Des facteurs supplémentaires semblent néanmoins être impliqués dans ce contrôle (Gerson *et al.*, 1985). Les régimes riches en concentrés, indépendamment de tout effet sur la valeur du pH ruminal, inhiberaient la lipolyse et les biohydrogénations en réduisant la population de

Butyrivibrio fibrisolvens (Latham *et al.*, 1972). Par ailleurs, étant donné que les régimes pauvres en fourrages diminuent les lipolyses et les hydrogénations ruminales, il est vraisemblable que les principales bactéries responsables des biohydrogénations soient des bactéries cellulolytiques (Gerson *et al.*, 1985 ; Harfoot et Hazlewood, 1997).

Une partie des acides gras d'origine alimentaire semble être catabolisée et/ou absorbée à travers la paroi ruminale lors de l'ingestion de régimes riches en matières grasses. En effet, des expériences ont montré que des acides gras non estérifiés pouvaient être transformés *in vitro* en corps cétoniques par l'épithélium ruminal (Cook *et al.*, 1967). De même, un catabolisme oxydatif serait possible grâce aux bactéries aérotolérantes qui adhèrent à la paroi ruminale et qui tirent leur oxygène des cellules épithéliales (Doreau et Chilliard, 1997a). Cependant, étant donné que la majorité des acides gras non estérifiés sont associés aux particules alimentaires, ces phénomènes resteraient très limités, excepté lors d'ingestion élevée d'acides gras où une partie de ceux-ci pourrait rejoindre la paroi ruminale pour y être dégradée et/ou absorbée (Doreau et Chilliard, 1997a).

2.2.2. Composition et synthèse des lipides microbiens

La composition lipidique des microorganismes du rumen est d'une importance majeure, étant donné qu'elle détermine en partie la composition des lipides disponibles pour l'animal hôte au niveau intestinal. Chez le mouton, les lipides bactériens et protozoaires représenteraient entre 10 et 20 % des lipides totaux présents dans le rumen (Harfoot et Hazlewood, 1997).

Les lipides bactériens

La population bactérienne du rumen peut être considérée comme un ensemble relativement hétérogène, subdivisible en 3 catégories : les bactéries associées à la phase liquide du rumen (LAB, *liquid-associated bacteria*), qui flottent librement dans celui-ci ($\pm 7\%$), les bactéries attachées fermement aux particules alimentaires (SAB, *surface-adhering bacteria*) de la phase solide du rumen ($\pm 70\%$) et les bactéries adhérant faiblement aux particules alimentaires, qui peuvent être transférées de la fraction SAB à la fraction LAB par un mixage vigoureux ($\pm 23\%$) (Legay-Carmier et Bauchart, 1989). Par ailleurs, les lipides alimentaires, triacylglycérols et acides gras non estérifiés, sont adsorbés par des interactions hydrophobes à la surface des particules alimentaires ruminales et sont donc absents de la phase liquide. Une telle distribution des lipides a une influence sur le métabolisme lipidique des différentes populations bactériennes, qui présentent des activités enzymatiques propres et des compositions chimiques spécifiques (Bauchart *et al.*, 1990b). Ainsi, les concentrations en lipides dans la population SAB sont approximativement 2 fois plus élevées que celles de la population LAB. Cette situation résulte vraisemblablement de l'incorporation préférentielle des acides gras alimentaires

adsorbés aux particules alimentaires par les bactéries SAB (Legay-Carmier et Bauchart, 1989 ; Bauchart *et al.*, 1990b).

Le contenu et la composition en lipides et acides gras des bactéries ruminales varient selon la composition du régime — proportions fourrages/concentrés et type de fourrage — et la présence de suppléments en matières grasses (Bas *et al.*, 2003). Lors de l'administration d'un régime classique non supplémenté en matières grasses (50 % de foin, 50 % de concentrés), les teneurs en lipides totaux des bactéries ruminales se situent approximativement entre 10 et 15 % dans la MS, la population SAB présentant des teneurs de 1,7 à 2,2 fois plus élevées que la population LAB. Les lipides polaires (phospholipides et galactolipides) et les acides gras libres sont les plus représentés dans la fraction lipidique des 2 populations (SAB : $\pm 69-75$ % ; LAB : $\pm 58-64$ %). Les phospholipides représentent 90 % des lipides polaires totaux et les galactolipides seulement 10 %, quelle que soit la population bactérienne considérée. Les autres lipides rencontrés sont des stérols, des diacylglycérols, des cires, des esters de stérols et des pigments lipophiles. Le contenu total en acides gras varie approximativement de 4 à 11 % dans la MS, la population SAB présentant des teneurs 2,5 à 3,1 fois plus élevées que celles de la population LAB. En cas de supplémentation avec des matières grasses végétales ou animales, les concentrations en lipides polaires ainsi que les concentrations des constituants lipidiques mineurs ne changent pas, mais une augmentation considérable de la concentration en acides gras libres, sous forme de gouttelettes lipidiques dans le cytosol bactérien, peut être observée au sein des 2 populations (jusqu'à + 150 % pour les SAB et + 130 % pour les LAB lors d'un régime supplémenté avec 87 g d'huile de soja/kg de MS). Les acides gras alimentaires additionnels sont ainsi incorporés et associés aux acides gras libres endogènes déjà présents dans les cellules bactériennes (Bauchart *et al.*, 1990b).

Les effets du type de fourrage (riche en fibres *versus* très riche en fibres) et du ratio fourrage/concentrés (40, 70 ou 100 % de fourrage) sur les teneurs lipidiques et la composition en acides gras des bactéries ruminales ont été déterminés (Bas *et al.*, 2003). Les concentrations en lipides et en acides gras observées sont similaires à celles obtenues par Bauchart et collaborateurs (1990b) ($15,3 \pm 1,0$ % et $8,5 \pm 0,6$ % de la MS, respectivement) et sont négativement corrélées au niveau de fourrage. Lorsque le ratio fourrage/concentrés augmente, les teneurs en lipides totaux et en acides gras diminuent. Par ailleurs, les concentrations ont été plus faibles avec le fourrage très riche en fibres. Il semblerait que les fibres alimentaires NDF (*Neutral Detergent Fiber*) représentent le facteur de variation le plus important du contenu lipidique bactérien dans les régimes non supplémentés en matières grasses (Bas *et al.*, 2003).

La composition en acides gras des lipides bactériens est tout à fait spécifique. Environ une cinquantaine d'acides gras différents ont été isolés (Bas *et al.*, 2003). Le tableau III reprend les principaux d'entre eux. Parmi ceux-ci, les acides palmitique et stéarique représentent les 2 acides gras majeurs (approximativement 70 % des acides gras totaux). Les acides gras monoinsaturés constituent environ 7,2 % des acides gras totaux, tandis que les acides gras branchés (*iso* et *anteiso*) et les acides

gras à nombre impair de carbone représentent respectivement 8,7 et 4,4 % (Bas *et al.*, 2003). Le profil en acides gras des lipides bactériens est fonction du régime alimentaire (tableau III). Il dépend tout d'abord de la nature des éventuels suppléments en matières grasses. Une supplémentation à l'aide de graines de colza ou de soja augmente les teneurs en C18 : 1 et diminue celle en acide palmitique, alors qu'une supplémentation à l'huile de palme cristallisée accroît les teneurs en acide palmitique (Sauvant et Bas, 2001). Lors de régimes non supplémentés en matières grasses, une augmentation de la concentration en fibres NDF dans la ration accroît les proportions d'acides gras saturés branchés et à nombre impair de carbone et diminue celles d'acide stéarique. De même, lorsque le ratio fourrage/concentrés est élevé, les proportions d'acides gras monoinsaturés totaux sont réduites, principalement celles des isomères de C18 : 1, puisque les proportions des autres acides gras monoinsaturés augmentent. L'augmentation de la concentration des C18 : 1 de configuration *trans* avec des régimes riches en concentrés résulte vraisemblablement de la biohydrogénation incomplète des acides gras alimentaires dans le rumen (Bas *et al.*, 2003).

Les lipides des protozoaires

Les données relatives à la composition lipidique des protozoaires du rumen doivent être interprétées avec prudence, principalement en raison du manque d'uniformité des procédures analytiques, des difficultés techniques pour obtenir des échantillons de protozoaires non contaminés par des bactéries ou des particules alimentaires, ainsi que des variations importantes intra et inter-individuelles dans la composition de la microfaune ruminale (Harfoot et Hazlewood, 1997). Des expériences menées chez le mouton ont montré que les protozoaires contenaient une proportion élevée de phospholipides (de l'ordre de 85 %), des acides gras non estérifiés (approximativement 10 %) et une quantité très limitée de mono-, di- et triacylglycérols. D'une façon générale, les acides gras présents sont moins saturés que leurs homologues bactériens. L'acide palmitique est le plus représenté (43 % des acides gras totaux), suivi des acides gras en C18 : 1 et C18 : 2 (respectivement 18 et 16 %) et de l'acide stéarique (9 % des acides gras totaux) (Harfoot, 1978). La concentration en acides gras est par ailleurs plus faible chez les protozoaires, de l'ordre de 2 à 4 % de la MS (Sauvant et Bas, 2001).

Origine des lipides microbiens

Les lipides des microorganismes ont deux origines possibles. Ils peuvent être issus d'une synthèse *de novo* ou provenir d'une source exogène *via* l'incorporation directe de molécules précurseurs préformées, éventuellement d'origine alimentaire. Les acides gras ramifiés, constituants des lipides bactériens, sont synthétisés grâce à l'élongation de la chaîne carbonée de précurseurs ramifiés issus du métabolisme des acides aminés ramifiés (valine, leucine, isoleucine). La synthèse endogène des acides gras à longue chaîne peut également s'effectuer à partir de précurseurs courts, tels que les acides gras volatils et le glucose (Harfoot et Hazlewood, 1997 ; Sauvant et Bas, 2001). Les bactéries ruminales seraient également capables de synthétiser les acides gras monoinsaturés en C16 et C18 (Harfoot et

Hazlewood, 1997). En ce qui concerne les acides gras polyinsaturés tels que les C18 : 2 et les C18 : 3, leur concentration au sein des lipides bactériens est très faible. Leur présence résulterait d'une prise exogène d'acides gras insaturés déjà formés, à moins que les faibles niveaux observés soient dus à une adsorption non spécifique et/ou à une contamination de la fraction bactérienne par des particules alimentaires lors de l'analyse (Harfoot et Hazlewood, 1997).

Le taux de synthèse *de novo* des acides gras microbiens à longue chaîne a tendance à diminuer lorsque la quantité de lipides ingérée augmente. Les microorganismes du rumen adoptent ainsi la stratégie du moindre coût énergétique, puisque face à une telle situation, ils assimilent préférentiellement les acides gras d'origine alimentaire au détriment de la synthèse *de novo* (Demeyer *et al.*, 1978 ; Demeyer et Van Nevel, 1995).

3. La digestion et l'absorption intestinales

Après le passage dans la caillette, dont les sécrétions acides ont pour effet de tuer et de désintégrer bactéries et protozoaires, le bol alimentaire arrive dans le duodénum, où il va subir l'action de la bile et des sécrétions pancréatiques (Harfoot, 1978). Les acides gras non estérifiés sont, à ce niveau, majoritairement adsorbés aux particules solides (fragments végétaux, débris de microorganismes et cellules épithéliales desquamantes). Le milieu duodénal étant en effet particulièrement acide (pH de 2,0 à 2,5), les acides gras non estérifiés se présentent sous forme protonée, c'est-à-dire non ionique, ce qui maintient l'adsorption des lipides à la surface des particules. Les phospholipides sont quant à eux distribués de façon équitable entre la phase aqueuse et la phase solide du digesta duodénal (Noble, 1978 ; Bauchart, 1993). Les sels biliaires permettent la séparation des acides gras libres et leur solubilisation dans les structures micellaires. Ce transfert vers la phase micellaire se produit progressivement au fur et à mesure de la progression du bol alimentaire dans le tractus intestinal. En outre, les phospholipases pancréatiques assurent l'hydrolyse des phospholipides et les lipases pancréatiques hydrolysent les triacylglycérols d'origine microbienne ainsi que ceux provenant des huiles alimentaires protégées. Le pH optimal d'activité des lipases étant situé entre 7,5 et 7,8, l'hydrolyse de ces triacylglycérols n'est réalisée que distalement, après la partie moyenne du jéjunum. Il est d'ailleurs possible d'observer un retard au niveau du pic d'absorption de triacylglycérols infusés par rapport aux phospholipides et aux acides gras non estérifiés. Les acides gras issus de l'hydrolyse des triacylglycérols et des phospholipides sont eux aussi solubilisés dans la phase micellaire pour être absorbés (Noble, 1978 ; Bauchart, 1993).

Le passage à travers la membrane lipidique des entérocytes est réalisé par un phénomène de diffusion passive. L'absorption est facilitée par le maintien d'un gradient de concentration entre la lumière intestinale et le milieu cellulaire (Drackley, 2000). Une faible partie des acides gras (15 à 25 %) est absorbée directement dans la partie proximale du jéjunum (pH 2,8 à 4,2) alors que 55 à 65 % d'entre eux sont absorbés dans les parties moyennes et distales du jéjunum (pH 4,2 à 7,6). Bien que tous les

auteurs ne s'accordent pas sur ce point, il semblerait qu'il n'existe pas de relation entre le taux de digestibilité intestinale des acides gras et la quantité de lipides ingérée (Doreau et Ferlay, 1994). Néanmoins, l'absorption intestinale des acides gras chez le ruminant semble être un phénomène d'une grande efficacité. Les acides gras présentent en effet un coefficient d'absorption intestinale variant de 80 (pour les acides gras saturés) à 92 % (pour les acides gras polyinsaturés) pour des régimes classiques à faible teneur en matières grasses (2 à 3 % de la MS) (Bauchart, 1993). Deux facteurs expliquent le taux élevé d'absorption des acides gras saturés. Tout d'abord, les sels biliaires ont une grande capacité à solubiliser les acides gras dans la phase micellaire. Ensuite, le faible pH observé dans le duodénum et le jéjunum — conséquence des faibles taux de carbonate dans les sécrétions pancréatiques — limite la formation de sels de calcium insolubles avec les acides gras saturés (Noble, 1978 ; Bauchart, 1993). Par ailleurs, il est vraisemblable que le pH bas soit également responsable d'une prédominance des formes acides apolaires par rapport aux formes ionisées polaires.

Au sein des entérocytes, les produits d'hydrolyse des lipides sont réassociés. Les acides gras libres, dont la chaîne carbonée contient 12 atomes de carbone ou plus, sont réestérifiés. Les triacylglycérols et les phospholipides formés sont incorporés au sein des chylomicrons, en même temps que les apolipoprotéines (B48, AI et AIV) et le cholestérol. Les lipoprotéines de très faible densité constituent la forme alternative de transport des triacylglycérols à partir de l'intestin grêle chez le bovin (Laplaud *et al.*, 1990 ; Bauchart, 1993). Les acides gras à moins de 12 atomes de carbone restent quant à eux inchangés et seront directement transportés jusqu'au foie grâce à l'albumine sérique *via* la veine porte (Hocquette et Bauchart, 1999).

4. Conclusion

Une des originalités du ruminant vis-à-vis des acides gras est d'associer au niveau du rumen simultanément la production d'acides gras volatils principalement à partir des hydrates de carbone de la ration, la métabolisation plus ou moins intense des acides gras ingérés et la synthèse d'acides gras par les microorganismes. La biohydrogénation ruminale des acides gras insaturés est responsable du caractère plus saturé des graisses absorbées par les ruminants. Cette particularité aura des répercussions sur la nature des acides gras rencontrés dans leurs tissus adipeux. Dans un cadre plus large, une connaissance approfondie de ce métabolisme permet le développement de techniques spécifiques en vue de diminuer l'étendue de la métabolisation ruminale des acides gras et d'augmenter ainsi les teneurs en acides gras insaturés dans les graisses. Par ailleurs, il est apparu que le métabolisme ruminal conduisait à la formation de composés tels que les CLA, dont les propriétés sont particulièrement appréciées en diététique moderne.

5. Références

- ASHES J.R., SIEBERT B.D., GULATI S.K., CUTHBERTSON A.Z., SCOTT T.W. Incorporation of n-3 fatty acids of fish oil into tissue and serum lipids of ruminants. *Lipids*, 1992, **27**, 629-631.
- BAS P., ARCHIMEDE H., ROUZEAU A., SAUVANT D. Fatty acid composition of mixed-rumen bacteria : effect of concentration and type of forage. *J. Dairy Sci.*, 2003, **86**, 2940-2948.
- BAUCHART D., LEGAY-CARMIER F., DOREAU M. Ruminant hydrolysis of dietary triglycerides in dairy cows fed lipid-supplemented diets. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1990a, Suppl. **2**, 187S.
- BAUCHART D., LEGAY-CARMIER F., DOREAU M., GAILLARD B. Lipid metabolism of liquid-associated and solid-adherent bacteria in rumen contents of dairy cows offered lipid-supplemented diets. *Br. J. Nutr.*, 1990b, **63**, 563-578.
- BAUCHART D. Lipid absorption and transport in ruminants. *J. Dairy Sci.*, 1993, **76**, 3864-3881.
- BAUCHOP T. Rumen anaerobic fungi of cattle and sheep. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1979, **38**, 148-158.
- BERGMAN E.N., WOLFF J.E. Metabolism of fatty acids by live and portal-drained viscera in sheep. *Am. J. Physiol.*, 1971, **221**, 586-592.
- BERGMAN E.N. Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species. *Physiol. Rev.*, 1990, **70**, 567-590.
- BESSA R.J.B., SANTOS-SILVA J., RIBEIRO J.M.R., PORTUGAL A.V. Reticulo-rumen biohydrogenation and the enrichment of ruminant edible products with linoleic acid conjugated isomers. *Livest. Prod. Sci.*, 2000, **63**, 201-211.
- BOHATIER J. The rumen protozoa : taxonomy, cytology and feeding behaviour. In : Jouany J.-P. (Ed.), Rumen microbial metabolism and ruminant digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1991, 27-38.
- BRITTON R., KREHBIEL C. Nutrient metabolism by gut tissues. *J. Dairy Sci.*, 1993, **76**, 2125-2131.

COOK D.A., MCGILLIARD A.D., RICHARD M. *In vitro* conversion of long-chain fatty acids to ketones by bovine rumen mucosa. *J. Dairy Sci.*, 1967, **51**, 715-720.

CUVELIER C., CABARAUX J.-F., DUFRASNE I., HORNICK J.-L., ISTASSE L. Acides gras : nomenclature et sources alimentaires. *Ann. Med. Vet.*, 2004, **148**, 133-140.

DAWSON R.M.C., HEMINGTON N. An inhibitor of phospholipase D in saliva. *Biochem. J.*, 1974, **143**, 427-430.

DAWSON R.M.C., HEMINGTON N., HAZLEWOOD G.P. On the role of higher plant and microbial lipases in the ruminal hydrolysis of grass lipids. *Br. J. Nutr.*, 1977, **38**, 225-232.

DEMEYER D.I., HENDERSON C., PRINS R.A. Relative significance of exogenous and *de novo* synthesised fatty acids in the formation of rumen microbial lipids *in vitro*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1978, **35**, 24-31.

DEMEYER D.I., VAN NEVEL C.J. Transformations and effects of lipids in the rumen : three decades of research at Gent University. *Arch. Anim. Nutr.*, 1995, **48**, 119-134.

DOREAU M., CHILLIARD Y. Digestion and metabolism of dietary fat in farm animals. *Br. J. Nutr.*, 1997a, **78**, S15-S35.

DOREAU M., CHILLIARD Y. Effects of ruminal or postruminal fish oil supplementation on intake and digestion in dairy cows. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1997b, **37**, 113-124.

DOREAU M., FERLAY A. Digestion and utilisation of fatty acids by ruminants. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 1994, **45**, 379-396.

DRACKLEY J.K. Lipid metabolism. In : D'Mello J.P.F. (Ed.), *Farm animal metabolism and nutrition*. CAB International : Wallingford, 2000, 97-119.

FARUQUE A.J.M.O., JARVIS B.D.W., HAWKE J.C. Studies on rumen metabolism. IX. Contribution of plant lipases to the release of free fatty acids in the rumen. *J. Sci. Food Agric.*, 1974, **25**, 1313-1328.

FONTY G., JOUANY J.-P., FORANO E., GOUET P. L'écosystème microbien du réticulo-rumen. In : Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.-H., Journet M. (Eds.), *Nutrition des ruminants*

domestiques. Ingestion et digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1995, 299-347.

GERSON T., JOHN A., SINCLAIR B.R. The effects of dietary N on *in vitro* rates of lipolysis and fatty acid hydrogenation in rumen digesta from sheep fed diets high in starch. *J. Agric. Sci.*, 1983, **101**, 97-101.

GERSON T., JOHN A., KING A.S.D. The effects of dietary starch and fibre on the *in vitro* rates of lipolysis and hydrogenation by sheep rumen digesta. *J. Agric. Sci.*, 1985, **105**, 27-30.

GRIINARI J.M., CORL B.A., LACY S.H., CHOUINARD P.Y., NURMELA K.V.V., BAUMAN D.E. Conjugated linoleic acid is synthesized endogenously in lactating dairy cows by Δ^9 -desaturase. *J. Nutr.*, 2000, **130**, 2285-2291.

HARFOOT C.G. Lipid metabolism in the rumen. *Progr. Lipid Res.*, 1978, **17**, 21-54.

HARFOOT C.G., HAZLEWOOD G.P. Lipid metabolism in the rumen. In : Hobson P.N., Stewart C.S. (Eds.), The rumen microbial ecosystem. Second edition. Blackie Academic and Professional : Bury St Edmunds, 1997, 382-426.

HAZLEWOOD G.P., DAWSON R.M.C. Isolation and properties of a phospholipid-hydrolysing bacterium from ovine rumen fluid. *J. Gen. Microbiol.*, 1975, **89**, 163-174.

HAZLEWOOD G.P., KEMP P., LANDER D., DAWSON R.M.C. C₁₈ unsaturated fatty acid hydrogenation patterns of some rumen bacteria and their ability to hydrolyse exogenous phospholipids. *Br. J. Nutr.*, 1976, **35**, 293-297.

HOCQUETTE J.-F., BAUCHART D. Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1999, **39**, 27-48.

JARRIGE R., GRENET E., DEMARQUILLY C., BESLE J.-M. Les constituants de l'appareil végétatif des plantes fourragères. In : Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.-H., Journet M. (Eds.), Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1995, 25-81.

JOHNSON D.E., JOHNSON K.A., BALDWIN R.L. Changes in liver and gastrointestinal tract energy demands in response to physiological workload in ruminants. *J. Nutr.*, 1990, **120**, 649-655.

JOUANY J.-P., BROUDISCOU L., PRINS R.A., KOMISARCZUK-BONY S. Métabolisme et nutrition de la population microbienne du rumen. In : Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.-H., Journet M. (Eds.), Nutrition des ruminants domestiques. Ingestion et digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1995, 349-381.

KEMP P., WHITE R.W., LANDER D.J. The hydrogenation of unsaturated fatty acids by five bacterial isolates from the sheep rumen, including a new species. *J. Gen. Microbiol.*, 1975, **90**, 100-114.

KEMP P., LANDER D.J. Hydrogenation *in vitro* of α -linolenic acid to stearic acid by mixed cultures of pure strains of rumen bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 1984, **130**, 527-533.

KEMP P., LANDER D.J., HOLMAN R.T. The hydrogenation of the series of methylene-interrupted *cis*, *cis*-octadecadienoic acids by pure cultures of six rumen bacteria. *Br. J. Nutr.*, 1984a, **52**, 171-177.

KEMP P., LANDER D.J., GUNSTONE F.D. The hydrogenation of some *cis*- and *trans*-octadecenoic acids to stearic acid by a rumen *Fusocillus* sp. *Br. J. Nutr.*, 1984b, **52**, 165-170.

KEPLER C.R., HIRONS K.P., MCNEILL J.J., TOVE S.B. Intermediates and products of the biohydrogenation of linoleic acid by *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1966, **241**, 1350-1354.

KEPLER C.R., TOVE S.B. Biohydrogenation of unsaturated fatty acids. III. Purification and properties of a linoleate Δ^{12} -*cis*, Δ^{11} -*trans*-isomerase from *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1967, **242**, 5686-5692.

KEPLER C.R., TUCKER W.P., TOVE S.B. Biohydrogenation of unsaturated fatty acids. IV. Substrate specificity and inhibition of linoleate Δ^{12} -*cis*, Δ^{11} -*trans*-isomerase from *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1970, **245**, 3612-3620.

KEPLER C.R., TUCKER W.P., TOVE S.B. Biohydrogenation of unsaturated fatty acids. V. Stereospecificity of proton addition and mechanism of action of linoleic acid Δ^{12} -*cis*, Δ^{11} -*trans*-isomerase from *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.*, 1971, **246**, 2765-2771.

KRAMER J.K.G., PARODI P.W., JENSEN R.G., MOSSOBA M.M., YURAWECZ M.P., ADLOF R.O. Rumenic acid : a proposed common name for the major conjugated linoleic acid isomer found in natural products. *Lipids*, 1998, **33**, 835.

KRISTENSEN N.B. Splanchnic metabolism of volatile fatty acids in the dairy cow. *Anim. Sci.*, 2005, **80**, 3-10.

LAPLAUD P.M., BAUCHART D., DURAND D., CHAPMAN M.J. Lipoproteins and apolipoproteins in intestinal lymph of the preruminant calf, *Bos* spp., at peak lipid absorption. *J. Lipid Res.*, 1990, **31**, 1781-1792.

LATHAM M.J., STORRY J.E., SHARPE M.E. Effect of low-roughage diets on the microflora and lipid metabolism in the rumen. *Appl. Microbiol.*, 1972, **24**, 871-877.

LAWSON R.E., MOSS A.R., GIVENS D.I. The role of dairy products in supplying conjugated linoleic acid to man's diet : a review. *Nutr. Res. Rev.*, 2001, **14**, 153-172.

LEGAY-CARMIER F., BAUCHART D. Distribution of bacteria in the rumen contents of dairy cows given a diet supplemented with soya-bean oil. *Br. J. Nutr.*, 1989, **61**, 725-740.

MOSLEY E.E., POWELL G.L., RILEY M.B., JENKINS T.C. Microbial biohydrogenation of oleic acid to *trans* isomers in vitro. *J. Lipid Res.*, 2002, **43**, 290-296.

NOBLE R.C. Digestion, absorption and transport of lipids in ruminant animals. *Prog. Lipid Res.*, 1978, **17**, 55-91.

PARIZA M.W., YEONHWA P., COOK M.E. The biologically active isomers of conjugated linoleic acid. *Progr. Lipid Res.*, 2001, **40**, 283-298.

PRINS R.A., LANKHORST A., VAN DER MEER P., VAN NEVEL C.J. Some characteristics of *Anaerovibrio lipolytica*, a rumen lipolytic organism. *Antonie van Leeuwenhoek*, 1975, **41**, 1-11.

PRINS R.A. The rumen ciliates and their functions. In : Jouany J.-P. (Ed.), Rumen microbial metabolism and ruminant digestion. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1991, 39-52.

PROELL J.M., MOSLEY E.E., POWELL G.L., JENKINS T.C. Isomerization of stable isotopically labeled elaidic acid to *cis* and *trans* monoenes by ruminal microbes. *J. Lipid Res.*, 2002, **43**, 2072-2076.

RAES K., DE SMET S., DEMEYER D. Effect of dietary fatty acids on incorporation of long chain polyunsaturated fatty acids and conjugated linoleic acid in lamb, beef and pork meat : a review. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 2004a, **113**, 199-221.

RAES K., FIEVEZ V., CHOW T.T., ANSORENA D., DEMEYER D., DE SMET S. Effect of diet and dietary fatty acids on the transformation and incorporation of C18 fatty acids in double-muscled Belgian Blue young bulls. *J. Agric. Food Chem.*, 2004b, **52**, 6035-6041.

ROCHE H.M., NOONE E., NUGENT A., GIBNEY M.J. Conjugated linoleic acid : a novel therapeutic nutrient ? *Nutr. Res. Rev.*, 2001, **14**, 173-187.

RUSSEL R.W., GAHR S.A. Glucose availability and associated metabolism. In : D'Mello J.P.F. (Ed.), *Farm animal metabolism and nutrition*. CABI Publishing : Oxon, 2000, 121-147.

SAUVANT D., BAS P. La digestion des lipides chez le ruminant. *INRA Prod. Anim.*, 2001, **14**, 303-310.

SAUVANT D., PEREZ J.-M., TRAN G. Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage. Porcs, volailles, bovins, ovins, caprins, lapins, chevaux, poissons. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 2002, 301 p.

SICILIANO-JONES J., MURPHY M.R. Production of volatile fatty acids in the rumen and cecum-colon of steers as affected by forage : concentrate and forage physical form. *J. Dairy Sci.*, 1989, **72**, 485-492.

TAMMINGA S., DOREAU M. Lipids and rumen digestion. In : Jouany J.-P. (Ed.), *Rumen microbial metabolism and ruminant digestion*. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 1991, 151-163.

VAN DE VOSSENBERG J.L.C.M., JOBLIN K.N. Biohydrogenation of C18 unsaturated fatty acids to stearic acid by a strain of *Butyrivibrio hungatei* from the bovine rumen. *Lett. Appl. Microbiol.*, 2003, **37**, 424-428.

VAN NEVEL C.J., DEMEYER D.I. Influence of pH on lipolysis and biohydrogenation of soybean oil by rumen contents in vitro. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1996, **36**, 53-63.

VERHULST A., SEMJEN G., MEERTS U., JANSSEN G., PARMENTIER G., ASSELBERGHS S.,
VAN HESPEN H., EYSEN H. Biohydrogenation of linoleic acid by *Clostridium sporogenes*,
Clostridium bifermentans, *Clostridium sordellii* and *Bacteroides sp.* *FEMS Microbiol. Lett.*, 1985, **31**,
255-259.

Tableau I: Influence de la nature ration sur la composition du mélange d'acides gras volatils (AGV) dans le rumen (moyenne pendant 5 heures après le repas) (d'après Jouany *et al.*, 1995)

Régime	AGV totaux	Proportions molaires (%)			
	mmole/l	Acétate	Propionate	Butyrate	Valérate
Foin de graminées	90,0	72	17	7	4
Foin (44 %) + orge (56 %)	115,6	61	30	8	1
Foin (18 %) + betteraves (82 %)	127,5	56	26	17	1
Foin (52 %) + lactosérum (48 %)	99,9	59	16	21	4

Tableau II : Substrats hydrolysés par les principales espèces bactériennes du rumen¹ (d'après Fonty *et al.*, 1995)

Espèces bactériennes	Substrats ²					
	Cellulose	Hémicellulose	Amidon	Pectines	Triacylglycérols	Protéines
<i>Fibrobacter succinogenes</i>	+	+	-	+	-	-
<i>Ruminococcus albus</i>	+	+	-	+		-
<i>Ruminococcus flavefaciens</i>	+	+	-	+		-
<i>Butyrivibrio fibrisolvens</i>	-	+	+	+		+
<i>Prevotella ruminicola</i>	-	+	+	+		+
<i>Selenomonas ruminantium</i>	-	-	+			+
<i>Streptococcus bovis</i>	-	-	+	+		+
<i>Ruminobacter amylophilus</i>	-	-	+	-		+
<i>Succinomonas amylolytica</i>	-	-	-	+		
<i>Succinivibrio dextrinosolvens</i>	-	-	+	+	+	
<i>Anaerovibrio lipolytica</i>	-	-	-		+	

¹ Les substrats issus de cette hydrolyse, qui vont subir une fermentation, ne sont pas repris dans le tableau

² La majorité des souches peuvent assurer cette fonction (+) ou non (-)

Tableau III : Composition en acides gras (g/100 g d'acides gras) des bactéries ruminales en fonction du régime chez la chèvre (d'après Bas *et al.*, 2003)

Acides gras	Régime	
	Foin de luzerne 40 % - concentrés 60 %	Foin de luzerne 100 %
C10 : 0	0,13	0,20
C12 : 0	1,70	0,70
C13 : 0	0,09	0,39
C14 : 0	2,99	2,94
C15 : 0	1,55	5,58
C16 : 0	21,1	27,6
C17 : 0	0,87	2,15
C18 : 0	53,8	36,5
C19 : 0	0,15	0,38
C20 : 0	0,91	1,45
C21 : 0	0,04	0,20
C22 : 0	0,31	0,85
C23 : 0	0,06	0,23
C24 : 0	0,24	0,55
<i>iso</i> -C13 : 0	0,13	0,27
<i>iso</i> -C14 : 0	0,29	1,34
<i>iso</i> -C15 : 0	1,15	2,74
<i>iso</i> -C16 : 0	0,55	1,29
<i>iso</i> -C17 : 0	0,55	1,02
<i>iso</i> -C18 : 0	0,06	0,12
<i>anteiso</i> -C15 : 0	1,85	4,87
<i>anteiso</i> -C17 : 0	0,68	1,07
C16 : 1 n-9	0,09	0,20
C16 : 1 n-7	0,06	0,12
C17 : 1 n-8	0,03	0,08
<i>cis</i> -C18 : 1 n-9	2,34	1,35
<i>trans</i> -C18 : 1 n-7	2,69	1,14
autres C18 : 1	3,71	1,62
<i>cis</i> -C18 : 2 n-6	0,95	0,71

III. Transport sanguin et métabolisme hépatique des acides gras chez le ruminant

C. Cuvelier, J.-F. Cabaraux, I. Dufrasne, L. Istasse, J.-L. Hornick

Annales de Médecine Vétérinaire, 2005, 149, 117-131

Résumé

Le transport sanguin et le métabolisme hépatique des acides gras présentent plusieurs particularités chez le ruminant. Le profil plasmatique se caractérise en effet par une très faible proportion de lipoprotéines riches en triacylglycérols — chylomicrons et lipoprotéines de très faible densité — et une proportion très élevée de lipoprotéines de haute densité, qui peut atteindre 80 % des lipoprotéines totales. Cette distribution est concomitante à des concentrations plasmatiques faibles en triacylglycérols et en acides gras non estérifiés, mais très élevées en cholestérol estérifié et en phospholipides. Le ruminant présente en outre la caractéristique de sécréter la majorité des lipoprotéines de très faible densité au niveau intestinal et d'avoir une très faible capacité hépatique d'exportation des triacylglycérols dans ces lipoprotéines, ce qui augmente sa sensibilité à la stéatose hépatique. De plus, la lipogenèse intrahépatique du ruminant est très réduite, le rendant dépendant d'un apport sanguin en acides gras, qui seront orientés vers l'une des 2 grandes voies du métabolisme intrahépatique, à savoir celle de l'oxydation ou celle de l'estérification en triacylglycérols.

Summary

Blood transport and hepatic metabolism of fatty acids in ruminants

Blood transport and hepatic metabolism of fatty acids in ruminants present several particularities. The plasma profile is characterized by a very small proportion of triacylglycerols-rich lipoproteins — chylomicrons and very low density lipoproteins — and a very high proportion of high density lipoproteins, which can reach 80 % of the total lipoproteins. This distribution is concomitant with a low triacylglycerol and non esterified fatty acids plasma content, but with very high esterified cholesterol and phospholipid contents. Furthermore, the ruminant is characterized by the secretion of

the majority of very low density lipoproteins at intestinal level and by a very low hepatic capacity to export triacylglycerols in these lipoproteins ; ruminant is therefore more sensible to steatosis. Moreover, the intrahepatic lipogenesis of ruminant is reduced, with as results a dependence on fatty acids blood import, the fatty acids being then directed to one of the two major pathways of intrahepatic metabolism, oxidation or esterification into triacylglycerols.

1. Introduction

Dans une précédente synthèse (Cuvelier *et al.*, 2005), le métabolisme lipidique chez le ruminant a été abordé, en se focalisant plus particulièrement sur la production, la digestion et l'absorption des acides gras. Il est apparu que les acides gras absorbés sont issus de 2 voies métaboliques distinctes prenant place dans le rumen : d'une part la dégradation des hydrates de carbone en acides gras volatils absorbés par la paroi ruminale, et d'autre part le métabolisme microbien des lipides, qui génère des acides gras absorbés à hauteur de l'intestin grêle.

Le présent volet aborde certains aspects du métabolisme lipidique intermédiaire du ruminant, spécifiquement celui des acides gras dotés de propriétés de corps gras, c'est-à-dire ceux à courtes chaînes (entre 6 et 10 atomes de carbone), à chaînes moyennes (entre 12 et 14 atomes de carbone) et à chaînes longues (16 ou plus de 16 atomes de carbone), depuis l'intestin grêle jusqu'aux cellules périphériques de l'organisme.

2. Le transport des lipides : importance des lipoprotéines

2.1. Caractéristiques des lipoprotéines

Les lipides sont majoritairement transportés dans le sang *via* les lipoprotéines, des complexes macromoléculaires constitués de triacylglycérols, de phospholipides, de cholestérol libre ou estérifié et de protéines, appelées plus exactement apolipoprotéines. Les lipoprotéines sont des assemblages sphériques, dont la périphérie est occupée par les molécules hydrophiles ou par les groupements polaires des molécules amphipathiques et dont le centre est occupé par les molécules hydrophobes. Différentes classes de lipoprotéines existent et se différencient selon plusieurs critères, dont notamment la densité, la taille et la composition chimique. Les lipoprotéines plasmatiques du bovin ainsi que leurs caractéristiques physico-chimiques sont présentées dans le tableau I. Les caractéristiques des apolipoprotéines sont quant à elles présentées dans le tableau II. La figure 1 schématise le métabolisme des lipoprotéines chez le ruminant.

2.2. Concentrations plasmatiques

Les concentrations plasmatiques, rapportées dans la littérature, des différentes lipoprotéines du ruminant sont présentées dans le tableau III. Il existe plusieurs manières pour exprimer ces concentrations. Celles-ci peuvent ainsi être notamment données en mg de lipides totaux associés à chaque fraction de lipoprotéine par litre de plasma (tableau III), ainsi qu'en mg de lipoprotéines par litre de plasma (expression qui tient compte en plus de la masse des protéines).

La présence des chylomicrons (CM) chez le bovin a longtemps été sujette à controverse, vraisemblablement en raison des faibles ingestions de lipides du ruminant et de son mode de digestion. Ces lipoprotéines sont néanmoins présentes chez le bovin, mais normalement en faibles concentrations (Palmquist, 1976 ; Ferreri et Elbein, 1982 ; Van Dijk et Wensing, 1989 ; Bauchart, 1993). Les lipoprotéines de très faible densité (VLDL, *Very Low Density Lipoprotein*) plasmatiques constituent également une classe minoritaire, puisque seulement 1 à 8 % des lipides totaux y sont associés (Dryden *et al.*, 1971 ; Raphael *et al.*, 1973a ; Forte *et al.*, 1981 ; Grummer et Davis, 1984 ; Van Dijk et Wensing, 1989). La fraction des VLDL représente ainsi ± 5 % du poids total des lipoprotéines (Mills et Taylaur, 1971 ; Forte *et al.*, 1981). De même, les lipoprotéines de densité intermédiaire (IDL, *Intermediate Density Lipoprotein*) sont présentes en très faibles concentrations dans le plasma (Chapman, 1980 ; Ferreri et Elbein, 1982 ; Puppione *et al.*, 1982a). Les lipoprotéines de faible densité (LDL, *Low Density Lipoprotein*) constituent, de façon générale, une classe de lipoprotéines relativement peu abondante chez le ruminant. Des différences non négligeables sont néanmoins observées dans la littérature. D'après certains auteurs, les LDL représentent approximativement entre 10 et 20 % du poids total des lipoprotéines (Mills et Taylaur, 1971 ; Chapman, 1980 ; Forte *et al.*, 1981 ; Grummer et Davis, 1984), contre ± 80 % pour les lipoprotéines de haute densité (HDL, *High Density Lipoprotein*) (Mills et Taylaur, 1971 ; Jonas, 1972 ; Ferreri et Gleockler, 1979 ; Forte *et al.*, 1981). Selon d'autres auteurs, les concentrations en LDL seraient plus élevées, puisque 23 à 39 % des lipides totaux y seraient associés (Raphael *et al.*, 1973a ; Wendlandt et Davis, 1973 ; Van Dijk et Wensing, 1989). Chez la vache en lactation, le temps de demi-vie des LDL est approximativement 100 fois plus élevé que celui des VLDL ou des CM, estimé entre 1,6 et 4,5 minutes. Ce turnover plus rapide des CM et des VLDL explique partiellement le faible rapport du contenu du sérum de bovin en triacylglycérols sur celui en cholestérol et en phospholipides (Glascok et Welch, 1974 ; Palmquist et Mattos, 1978). Les HDL représentent ± 80 % du poids total des lipoprotéines sériques, bien que des divergences existent à nouveau dans la littérature. Elles constituent ainsi la classe majeure de lipoprotéines du ruminant (Mills et Taylaur, 1971 ; Jonas, 1972 ; Ferreri et Gleockler, 1979 ; Forte *et al.*, 1981).

Chez le ruminant, la concentration plasmatique en lipides totaux varie selon le stade physiologique de l'animal et se situe approximativement entre 2,9 et 5,6 g/l (Raphael *et al.*, 1973a ; Wendlandt et Davis, 1973 ; Van Dijk et Wensing, 1989). La concentration la plus faible se rencontre chez les vaches en

début de lactation et chez les vaches gestantes tarées, alors qu'elle est la plus élevée lorsque les vaches sont au pic de lactation ou en gestation-lactation (Raphael *et al.*, 1973a ; Van Dijk et Wensing, 1989). La concentration plasmatique en triacylglycérols est comprise entre 80 et 230 mg/l, selon les auteurs et le stade physiologique de l'animal (Raphael *et al.*, 1973a ; Puppione *et al.*, 1982a ; 1982b ; Mazur et Rayssiguier, 1988 ; Van Dijk et Wensing, 1989 ; Takahashi *et al.*, 2003). Elle est approximativement deux fois plus élevée chez la vache tarée en gestation que chez la vache en lactation : 226 vs 114 mg/l selon Van Dijk et Wensing (1989), 232 vs 135 mg/l selon Takahashi et collaborateurs (2003). Approximativement 60 % des triacylglycérols plasmatiques se retrouvent dans les lipoprotéines de densité inférieure à 1,006 g/ml, tandis que les IDL en contiennent 35 % (Puppione *et al.*, 1982a). La concentration en esters de cholestérol est élevée chez le bovin et se situe entre 1,4 et 2,5 g/l (Raphael *et al.*, 1973a ; Van Dijk et Wensing, 1989). Les vaches en lactation présentent les teneurs les plus élevées et les vaches tarées gestantes les teneurs les plus basses (Van Dijk et Wensing, 1989 ; Takahashi *et al.*, 2003). La concentration en cholestérol libre est approximativement 5 à 7 fois plus faible que celle en cholestérol estérifié (Raphael *et al.*, 1973a ; Van Dijk et Wensing, 1989). La teneur totale en cholestérol se situe quant à elle entre 1 et 3 g/l (Raphael *et al.*, 1973a ; Puppione *et al.*, 1982b ; Mazur et Rayssiguier, 1988 ; Van Dijk et Wensing, 1989 ; Takahashi *et al.*, 2003), dont 70 à 90 % se retrouvent dans l'intervalle de densité 1,050-1,210 g/ml (Puppione *et al.*, 1982b). Les phospholipides présentent des teneurs de l'ordre de 1,2 à 1,3 g/l chez les vaches tarées gestantes et de 2,0 à 2,7 g/l chez les vaches en lactation (Raphael *et al.*, 1973a ; Mazur et Rayssiguier, 1988 ; Van Dijk et Wensing, 1989 ; Takahashi *et al.*, 2003). Ils montrent ainsi une évolution parallèle à celle du cholestérol plasmatique. Les phospholipides et le cholestérol estérifié constituent donc approximativement 90 % du contenu lipidique plasmatique total, le cholestérol libre 8 % et les triacylglycérols 2 % (Raphael *et al.*, 1973a).

2.3. Mécanismes de transport des lipides au départ de l'entérocyte

Après avoir traversé la membrane lipidique des entérocytes (Cuvelier *et al.*, 2005), les acides gras sont transportés jusqu'aux tissus et organes par des mécanismes différents selon la longueur de leur chaîne carbonée. Ceux à chaîne courte sont déversés dans la veine porte et transportés *via* l'albumine sérique jusqu'au foie (Hocquette et Bauchart, 1999). Les acides gras pourvus de 12 atomes de carbone ou plus sont, quant à eux, réestérifiés au sein des entérocytes. Les triacylglycérols et les phospholipides formés sont incorporés au sein des CM, en même temps que les apolipoprotéines, en particulier la B48, et le cholestérol. Chez le ruminant, les VLDL constituent une forme alternative de transport des triacylglycérols à partir de l'intestin grêle (Laplaud *et al.*, 1990 ; Bauchart, 1993). Les CM et les VLDL formés au sein des entérocytes sont transportés par voie lymphatique et déversés dans la circulation sanguine (Bauchart, 1993).

2.4. Régulation du transport des lipides au départ de l'entérocyte

Chez le veau préruminant nourri avec du lait, la veine porte est la voie majeure de transport des CM et des VLDL (Durand *et al.*, 1990). De même, chez la vache laitière en lactation nourrie avec un régime riche en matières grasses, une partie des graisses alimentaires est directement drainée par le système porte, simultanément à la voie lymphatique (Chilliard *et al.*, 1992). Le transport préférentiel des acides gras par la veine porte est inhérent aux états physiologiques caractérisés par une absorption intestinale des lipides ralentie et/ou continue (Mansbach *et al.*, 1985). Ainsi, chez le veau préruminant nourri au lait, la coagulation du lait au sein de la caillette ralentit fortement le transit intestinal. Chez le ruminant adulte, le passage des aliments par le rumen implique un long temps de rétention ainsi qu'un flux continu mais faible de nutriments vers l'intestin grêle, sans effet « pic » tel que celui observé chez les carnivores domestiques par exemple.

La sécrétion des CM est stimulée par l'augmentation de la teneur en graisse (Auboiron *et al.*, 1993) ou en acides gras polyinsaturés (Harrison *et al.*, 1974) dans le régime, alors que les acides gras saturés conduisent plutôt chez les ovins à une augmentation de la sécrétion de VLDL (Harrison *et al.*, 1974). Ainsi, chez un mouton recevant un régime classique pauvre en graisse (< 10 g/jour de triacylglycérols), 72,6 % des lipides de la lymphe sont localisés dans la fraction VLDL et 27,4 % dans la fraction CM. Après 24 heures d'une infusion duodénale d'huile de maïs (52,6 % d'acide linoléique, 48 g/jour de triacylglycérols), 38,5 % des lipides lymphatiques sont localisés dans les VLDL et 61,5 % dans les CM (Harrison *et al.*, 1974).

2.5. Importance de l'activité de la lipoprotéine lipase dans le contrôle de la concentration en lipides circulants

Dans la circulation sanguine, les CM et les VLDL acquièrent l'apolipoprotéine CII à partir des HDL circulantes (Drackley, 2000). Cette apolipoprotéine permet d'activer la lipoprotéine lipase (LPL) extrahépatique, responsable de la clearance des triacylglycérols plasmatiques (LaRosa *et al.*, 1970 ; Clegg, 1978). La LPL est une enzyme glycoprotéique produite par la plupart des tissus et dotée d'une activité particulièrement élevée dans le tissu adipeux, la glande mammaire en lactation, le coeur et les muscles squelettiques. Ancrée à la surface vasculaire des cellules endothéliales des capillaires extrahépatiques, la LPL interagit avec les CM et les VLDL circulants par l'intermédiaire des apolipoprotéines B (Braun et Severson, 1992), tandis que l'apolipoprotéine CII active de façon spécifique l'enzyme, jouant ainsi le rôle de co-facteur de la LPL (LaRosa *et al.*, 1970). La LPL hydrolyse les triacylglycérols, ce qui génère des acides gras libres et du 2-monoacylglycérol, disponibles pour les tissus sous-jacents (Christie *et al.*, 1986 ; Braun et Severson, 1992). Bien qu'étant le produit d'un seul gène, l'expression du gène de la LPL est spécifique au tissu concerné et est sujette à une régulation nutritionnelle (Braun et Severson, 1992 ; Bonnet *et al.*, 2000 ; Faulconnier *et al.*,

2001). Ainsi, chez le bovin comme dans les autres espèces, l'activité de la LPL et l'expression de son gène sont plus élevées dans les muscles oxydatifs comme le muscle cardiaque, que dans les muscles glycolytiques, tel que le *Longissimus thoracis* (Hocquette *et al.*, 1998). Les muscles glycolytiques utilisant en effet peu d'acides gras, le niveau moyen d'activité de la LPL est plus faible. Par ailleurs, en période de jeûne ou de sous-alimentation, l'activité de la LPL diminue dans le tissu adipeux péri-rénal ainsi que dans le tissu musculaire cardiaque (Faulconnier *et al.*, 1999 ; Bonnet *et al.*, 2000 ; 2004). Chez le rat, cependant, un jeûne de moins de 24 heures diminue l'activité de la LPL dans le tissu adipeux mais augmente celle de la LPL cardiaque (Sugden *et al.*, 1993). Ces différences de régulation nutritionnelle sont vraisemblablement liées aux particularités digestives et métaboliques de ces espèces. En effet, en cas de jeûne chez le rat, les acides gras non estérifiés mobilisés à partir du tissu adipeux sont recyclés par le foie en triacylglycérols, avec pour effet une faible diminution de la triglycéridémie (Sudgen *et al.*, 1993). Chez le ruminant en sous-alimentation, la triglycéridémie chute fortement, en raison de la faible capacité hépatique à sécréter les VLDL dans le plasma (Reid *et al.*, 1979 ; Kleppe *et al.*, 1988 ; Pullen *et al.*, 1990).

Par ailleurs, il existe au niveau hépatique une seconde enzyme possédant une activité lipolytique, la lipase hépatique (HL, *Hepatic Lipase*). Son niveau d'activité chez le bovin est cependant faible (Cordle *et al.*, 1983) voire nul (Etienne *et al.*, 1981). La fonction de la HL n'est pas claire et diverses hypothèses ont été émises. Selon certains auteurs, elle aurait un rôle dans le métabolisme des triacylglycérols plasmatiques ou dans le catabolisme des phospholipides, alors que selon d'autres auteurs, elle serait impliquée dans le métabolisme du cholestérol en permettant la prise cellulaire hépatique de celui-ci à partir des HDL (Cordle *et al.*, 1983).

L'hydrolyse des triacylglycérols des CM et des VLDL conduit à la formation de particules lipoprotéiques appelées respectivement CM *remnants* (vestiges de CM) et IDL. Ces lipoprotéines sont retirées du courant sanguin au niveau hépatique grâce aux interactions avec des récepteurs cellulaires à apolipoprotéines B100 et E (Mahley *et al.*, 1984 ; Drackley, 2000). Une fraction des IDL échappe cependant au foie et est captée par les tissus périphériques selon le même mode ou interagit avec les LPL extrahépatiques pour donner naissance aux LDL, produits terminaux du catabolisme intravasculaire des VLDL (Bauchart, 1993 ; Drackley, 2000). Chez le bovin, l'activité de la HL étant très limitée (Etienne *et al.*, 1981 ; Cordle *et al.*, 1983), les LDL proviennent majoritairement de la transformation des IDL par la LPL. Les LDL plasmatiques sont ensuite prélevées de la circulation sanguine par le foie ou les tissus périphériques, grâce à des récepteurs à LDL (Rudling et Peterson, 1985). Ces derniers sont des glycoprotéines pouvant interagir avec les apolipoprotéines B100 et E (Mahley *et al.*, 1984 ; Brown et Goldstein, 1986 ; Grummer et Carroll, 1988). Quantitativement, la plupart des récepteurs se rencontrent dans les organes digestifs (jéjunum, iléon, foie, pancréas...), la rate, le muscle cardiaque et les muscles squelettiques, mais les concentrations tissulaires sont les plus élevées dans les glandes surrénales et le corpus luteum en activité (Rudling et Peterson, 1985).

Les HDL, quant à elles, sont synthétisées par le foie et l'intestin grêle et sécrétées dans la circulation sanguine, sous forme de particules discoïdales aplaties, composées d'apolipoprotéines AI et de lipides polaires, c'est-à-dire des phospholipides (surtout de la lécithine) et du cholestérol non estérifié (Bauchart, 1993 ; Fielding et Fielding, 1995). Ces particules deviennent sphériques grâce à la formation d'esters de cholestérol, *via* une réaction catalysée par la lécithine-cholestérol acyltransférase (LCAT), une enzyme synthétisée par le foie et sécrétée dans le plasma (Marcel, 1982 ; Bauchart, 1993 ; Drackley, 2000). La LCAT se lie aux HDL circulantes et, activée par les apolipoprotéines AI (Fielding *et al.*, 1972) et AIV (Steinmetz et Utermann, 1983), catalyse la réaction entre un acide gras situé en position 2 d'une molécule de lécithine (avec une affinité particulière pour l'acide linoléique) avec le groupement hydroxyle en position 3 d'une molécule de cholestérol libre adjacente, donnant ainsi naissance à un ester de cholestérol et à de la lysolécithine (Noble *et al.*, 1972 ; 1975 ; Stead et Welch, 1975 ; Marcel, 1982). Le cholestérol estérifié, molécule hydrophobe, migre vers le centre de la particule, lui conférant ainsi au fur et à mesure des réactions catalysées par la LCAT, une configuration de plus en plus sphérique et une taille de plus en plus grande. La lysolécithine est, quant à elle, transférée à l'albumine plasmatique (Drackley, 2000). Les HDL circulantes reçoivent en outre les composants de surface en excès (phospholipides, cholestérol libre, apolipoprotéines AI et AIV, C et E) des lipoprotéines riches en triacylglycérols — CM, VLDL et IDL — lorsque celles-ci sont métabolisées par la LPL (Nicoll *et al.*, 1980 ; Drackley, 2000). Les HDL prennent en charge le cholestérol libre excédentaire des tissus périphériques, le convertissent en cholestérol estérifié grâce à la LCAT et le transportent jusqu'au foie, où il sera excrété dans la bile — seule voie d'élimination possible —, ou recyclé dans des lipoprotéines néoformées sécrétées dans le plasma (Fielding et Fielding, 1995). Les HDL peuvent alternativement délivrer le cholestérol estérifié aux tissus, soit pour la synthèse des hormones stéroïdiennes s'il s'agit des glandes surrénales, des ovaires, des testicules ou du foie, soit pour la synthèse des membranes cellulaires (Bauchart, 1993 ; Drackley, 2000). La prise tissulaire du cholestérol depuis les HDL est le fruit d'une internalisation de toute la particule par endocytose médiée par un récepteur, ou d'une délivrance directe du cholestérol *via* des récepteurs à HDL sans processus d'endocytose du complexe HDL-récepteur (Brown et Goldstein, 1986 ; Oram *et al.*, 1987 ; Grummer et Carroll, 1988). Chez le ruminant, l'activité de la cholestéryl-ester transfert protéine (CETP), qui permet le transfert des esters de cholestérol générés par la LCAT vers les autres lipoprotéines, est faible. Ha et Barter (1982) ont en effet montré que l'activité de la CETP du bovin et du mouton sont respectivement environ 5 et 7 fois moins élevées que l'activité de la CETP humaine. Le cholestérol estérifié plasmatique reste donc majoritairement associé aux HDL chez le ruminant. Le faible niveau d'activité de la CETP d'une part, mais aussi l'activité limitée de la HL d'autre part, expliquent le rôle majeur joué par les HDL plasmatiques dans le transport du cholestérol estérifié chez le ruminant, mais aussi la faible concentration en LDL plasmatiques (Ha et Barter, 1982). Les HDL sont retirés du courant sanguin soit au niveau hépatique, soit au niveau des tissus périphériques (cfr. *supra*) (Drackley, 2000).

2.6. Importance du métabolisme hépatique dans le contrôle de la concentration en lipides circulants

A côté de l'importance de la sécrétion des lipoprotéines riches en triacylglycérols (CM et VLDL) au niveau intestinal, le foie sécrète également des VLDL, dont la fonction est de transporter les triacylglycérols endogènes dans le plasma et de délivrer les acides gras à longue chaîne d'origine endogène aux tissus périphériques. Le foie prélève les acides gras non estérifiés (AGNE) dans la circulation sanguine, les estérifie et sécrète les triacylglycérols formés dans les VLDL (Reid *et al.*, 1979 ; Kleppe *et al.*, 1988 ; Emmison *et al.*, 1991). Toutefois, la synthèse hépatique d'acides gras ainsi que la capacité du foie à sécréter les VLDL sont très limitées chez le ruminant (Kleppe *et al.*, 1988 ; Pullen *et al.*, 1990). La lipogenèse *de novo* est ainsi 50 fois plus faible dans le foie de bovin par rapport au rat (Ballard *et al.*, 1969). Par ailleurs, l'utilisation d'acide oléique marqué par des hépatocytes de rat et de chèvre fraîchement isolés a permis de montrer que les hépatocytes de rat sécrétaient approximativement 25 fois plus de triacylglycérols marqués que ceux de chèvre (Kleppe *et al.*, 1988). De même, Graulet et collaborateurs (1999) ont montré que le taux de sécrétion de l'acide oléique marqué dans les lipides des VLDL par des hépatocytes fraîchement isolés était approximativement 8 fois plus faible chez le veau préruminant que chez le rat. Chez la vache laitière, la plupart des triacylglycérols présents dans le plasma ont donc une origine intestinale plutôt que hépatique (Grummer, 1993). En cas de balance énergétique négative, comme cela peut être le cas chez la vache laitière en début de lactation par exemple, l'animal mobilise à partir du tissu adipeux de grandes quantités d'acides gras que le foie prélève proportionnellement à leur concentration sanguine. Alors que le taux d'extraction hépatique varie peu, le captage des AGNE est augmenté, de même que la synthèse intrahépatique de triacylglycérols (Reid *et al.*, 1979 ; Herdt *et al.*, 1988 ; Kleppe *et al.*, 1988 ; Pullen *et al.*, 1990), ce qui peut conduire à une accumulation de triacylglycérols et à un état de lipodose hépatique associé à une forte diminution de la triglycéridémie (Reid *et al.*, 1979 ; Reid et Roberts, 1983). Ainsi, l'infiltration hépatique de triacylglycérols peut atteindre, entre la 2^e et la 4^e semaine après le vêlage, 80 à 100 mg de triacylglycérols/g de foie, alors que le contenu en triacylglycérols de la vache tarie est de l'ordre de 2 mg/g de foie (Gruffat *et al.*, 1996).

Les acides gras prélevés par le foie ont deux origines possibles (figure 2). Les AGNE à chaîne courte absorbés au niveau intestinal et transportés par l'albumine sérique dans la veine porte constituent la première fraction du pool d'acides gras libres disponibles pour l'hépatocyte. Les AGNE plasmatiques issus de la mobilisation des réserves lipidiques ou de l'hydrolyse des triacylglycérols circulants par la LPL extrahépatique, transportés également par l'albumine, constituent une autre source d'acides gras pour l'hépatocyte (Emery *et al.*, 1992 ; Hocquette et Bauchart, 1999). Ces AGNE constituent moins de 5 % de la masse totale des lipides plasmatiques chez un animal alimenté (Hocquette et Bauchart, 1999). Selon Pethick et Dunshea (1993), chez le mouton nourri avec un régime d'entretien à base de fourrages, 40 % des AGNE proviennent des réserves lipidiques, tandis que 60 % proviennent de

l'hydrolyse des triacylglycérols circulants par la LPL. Ils sont prélevés du plasma par le foie proportionnellement à leur concentration et au flux sanguin hépatique (Reid *et al.*, 1979 ; Bell, 1980). Le foie capte ainsi approximativement 7 à 25 % des AGNE qui lui sont présentés (Reid *et al.*, 1979 ; Bell, 1980). Chez le ruminant, les triacylglycérols des lipoprotéines plasmatiques constituent une source mineure d'acides gras pour le foie (Bell, 1980). Celui-ci est en effet presque dépourvu de LPL et de HL, ce qui signifie que l'approvisionnement au départ des lipoprotéines doit être réalisé par endocytose des particules lipoprotéiques (Cordle *et al.*, 1983) et ce mécanisme d'approvisionnement est de toute façon limité par la faible concentration plasmatique en triacylglycérols du ruminant (cfr. *supra*).

3. Le métabolisme hépatique des acides gras

Les principales réactions du métabolisme hépatique des acides gras proprement dits (autres que volatils) sont schématisées dans la figure 2.

Le foie du ruminant se distingue de celui des autres espèces par le fait qu'il constitue un site tout à fait mineur de synthèse des acides gras (Hanson et Ballard, 1967 ; Vernon, 1980). Il doit donc importer les acides gras avant tout métabolisme ultérieur.

Le métabolisme hépatique des acides gras du ruminant se caractérise par 3 voies métaboliques distinctes : la sécrétion des acides gras dans la bile, leur oxydation complète ou partielle, ou encore leur estérification en triacylglycérols, soit pour le stockage, soit pour la sécrétion dans les lipoprotéines (Emery *et al.*, 1992 ; Hocquette et Bauchart, 1999). L'importance de la sécrétion des acides gras dans la bile n'est pas claire chez le ruminant, mais il semblerait qu'il s'agisse d'une voie métabolique mineure (Emery *et al.*, 1992). Les 2 autres voies, illustrées dans la figure 2, vont faire l'objet d'une description plus détaillée.

A l'intérieur de l'hépatocyte, la répartition des acides gras vers la voie de l'estérification ou celle de l'oxydation est régulée en partie par 2 protéines de liaison, la *Fatty Acid Binding Protein* (FABP) et la *Acyl-Coenzyme A Binding Protein* (ACBP). Ces protéines agiraient en créant 2 pools cytoplasmiques d'acides gras, le premier correspondant aux acides gras non activés et le second aux acides gras activés avec le coenzyme A (CoA). Les acides gras activés seraient ensuite orientés vers les sites hépatiques d'estérification ou d'oxydation (Hocquette et Bauchart, 1999).

3.1. Voie de l'oxydation

Les acides gras à plus de 12 atomes de carbone présents dans le cytoplasme et liés à la FABP réagissent avec le CoA grâce à une acyl-CoA synthétase, pour donner naissance à un acyl-CoA (c'est-à-dire un acide gras estérifié à une molécule de CoA), lié à la ACBP (Hocquette et Bauchart, 1999 ;

Drackley, 2000). Cet acyl-CoA, qui constitue la forme activée de l'acide gras, va être oxydé soit dans les peroxysomes, soit dans les mitochondries.

3.1.1. Transport des acides gras vers les lieux de β -oxydation

Les acyl-CoA pénètrent dans la mitochondrie grâce à un processus de transport complexe dépendant de la carnitine, qui implique l'action coordonnée de 2 carnitine acyl-transférases (CAT) et d'une carnitine:acyl-carnitine translocase (Brady *et al.*, 1993 ; McGarry et Brown, 1997). Les CAT constituent une famille d'enzymes impliquées dans le transport des acides gras au sein de la cellule. Elles ont été, jusqu'à présent, isolées au niveau de la mitochondrie, du peroxysome et du réticulum endoplasmique (Brady *et al.*, 1993 ; Zammit, 1999). Selon Zammit (1999), cette famille enzymatique peut être divisée en deux groupes : les CAT sensibles à l'inhibition au malonyl-CoA (cfr. *Infra*) et les CAT insensibles à celle-ci. La 1^{re} catégorie comprend ainsi des CAT ancrées dans la membrane de l'organite où elles résident, pouvant interagir avec le compartiment cytosolique et pourvues d'un site catalytique et d'un site de liaison au malonyl-CoA, côté cytosol. Les CAT insensibles au malonyl-CoA sont quant à elles soit localisées dans la lumière des organites, soit faiblement associées au côté interne de leur membrane respective. Les CAT sensibles au malonyl-CoA sont désignées sous le terme générique de CPT_o (*carnitine palmitoyltransferase outer*, carnitine palmitoyl-transférase externe), pour indiquer qu'elles sont capables d'utiliser le palmitoyl-CoA ainsi que d'autres acyl-CoA à chaîne moyenne ou longue comme substrats, et que leur site catalytique est exposé côté externe des membranes dans lesquelles elles sont ancrées. Les CAT insensibles au malonyl-CoA présentent quant à elles une gamme de spécificité plus étendue envers les différents acyl-CoA et sont respectivement appelées CPT_i, CPT_p et CPT_m pour les CPT de la membrane mitochondriale interne, du peroxysome et du réticulum endoplasmique. La CPT_o de la membrane mitochondriale, couramment appelée « CPT I », est la CAT la plus connue actuellement (Zammit, 1999). Son rôle est de catalyser la formation d'acyl-carnitine et de CoA à partir d'acyl-CoA et de L-carnitine libre. Le CoA est libéré dans le cytoplasme et redevient disponible pour d'autres réactions métaboliques. L'acyl-carnitine est quant à elle transportée à travers la membrane mitochondriale interne par la carnitine:acyl-carnitine translocase en échange de carnitine libre, et est reconvertie en acyl-CoA dans la matrice mitochondriale grâce à la CPT_i, également désignée sous le terme « CPT II », localisée au niveau de la membrane mitochondriale interne (Brady *et al.*, 1993 ; McGarry et Brown, 1997 ; Zammit, 1999). L'activité de la CPT I est l'étape limitante de l'oxydation mitochondriale des acides gras, et donc *in fine*, de la cétogénèse (cfr. *Infra*). Elle est inhibée par le malonyl-CoA — premier intermédiaire formé lors de la synthèse des acides gras — et de ce fait, est sous contrôle hormonal par le biais de l'insuline. La CPT I hépatique bovine est 8 à 10 fois plus sensible au malonyl-CoA que celle du rat (McGarry *et al.*, 1983 ; Brindle *et al.*, 1985 ; Jesse *et al.*, 1986). La CPT I est également inhibée par le méthylmalonyl-CoA, un intermédiaire de la conversion du propionate en succinyl-CoA lors de la

néoglucogenèse (Brindle *et al.*, 1985). Le foie du ruminant est d'ailleurs capable de faire la distinction entre les différents substrats de la néoglucogenèse : d'une part le propionate, substrat par excellence issu surtout des fermentations ruminales, et d'autre part des substrats comme les acides aminés endogènes, qui ne génèrent pas de méthylmalonyl-CoA et ne limitent donc pas l'entrée des acides gras dans la mitochondrie. Cette particularité est d'autant plus intéressante lors de balance énergétique négative qu'elle permet au ruminant de maintenir sa néoglucogenèse tout en assurant la cétogénèse (Zammit, 1990). Les régulations ci-dessus permettent de mieux comprendre l'éventuelle installation d'un état de cétose chez la vache laitière haute productrice en début de lactation. En effet, la diminution du taux d'insuline en début de lactation augmente la lipolyse dans les tissus adipeux et diminue la lipogenèse, notamment la lipogenèse intrahépatique, elle diminue donc le taux de malonyl-CoA, ce qui permet d'augmenter l'oxydation intrahépatique des acides gras et la production de corps cétoniques, jusqu'à l'installation éventuelle de l'état de cétose. A ce stade, l'inappétence secondaire éventuelle de l'animal peut entraîner une aggravation de la situation. En effet, une diminution de l'apport en propionate au foie suite à la diminution des ingestions réduit la formation de méthylmalonyl-CoA et permet à son tour l'augmentation de l'oxydation des acides gras, ce qui augmente encore la cétogénèse (Zammit, 1990).

Les acides gras à 12 atomes de carbone ou moins pénètrent quant à eux dans la mitochondrie indépendamment du système de la carnitine — de même que les acides gras volatils et les corps cétoniques — (Hocquette et Bauchart, 1999 ; Drackley, 2000) et sont activés par une acyl-CoA synthétase de la matrice mitochondriale (Drackley, 2000). L'oxydation de ces acides gras n'est donc pas contrôlée par les CAT (Drackley, 2000).

Le peroxysome se présente comme une voie alternative pour la β -oxydation des acides gras, mais cette voie est préférentiellement dirigée vers les acides gras à très longue chaîne (20 atomes de carbone et plus) (Guzman et Geelen, 1993). Le mécanisme par lequel les acides gras pénètrent dans le peroxysome n'est pas encore très bien compris. Tout comme la mitochondrie, le peroxysome est pourvu d'une CPT_o, dont le rôle serait de catalyser la formation d'acyl-carnitine à partir des acyl-CoA à très longue chaîne présents dans le cytosol. La CPT_p présente dans la lumière du peroxysome permettrait ensuite de régénérer l'acyl-CoA et de le rendre disponible pour la β -oxydation (Zammit, 1999). Le peroxysome, à l'opposé de la mitochondrie, ne réalise pas une oxydation complète de l'acide gras, mais plutôt un raccourcissement de celui-ci (Guzman et Geelen, 1993). Les acyl-CoA raccourcis quittent ensuite le peroxysome pour rejoindre le cytosol. Ce transfert serait également assuré par la CPT_p, *via* une conversion de l'acyl-CoA en acyl-carnitine. Il est possible que ce dernier composé ne soit pas reconverti en acyl-CoA par la CPT_o peroxysomiale, mais bien libéré sous cette forme dans le cytosol, ce qui impliquerait qu'un acyl-carnitine généré au niveau d'un des trois sites de production (mitochondrie, peroxysome et réticulum endoplasmique) pourrait être transporté à travers les trois organites (Zammit, 1999).

3.1.2. β -oxydation des acides gras dans les mitochondries et les peroxysomes

Lors de balance énergétique négative, la voie de la β -oxydation permet l'oxydation intramitochondriale des acyl-CoA pour générer des acétyl-CoA. Ces acétyl-CoA subiront soit une oxydation complète dans le cycle de Krebs, soit une oxydation partielle en acide acétique ou en corps cétoniques — acétoacétate et β -hydroxybutyrate — (Emery *et al.*, 1992).

La β -oxydation est inhibée par l'augmentation du ratio NADH/NAD dans la matrice mitochondriale. Le NADH étant généré par la β -oxydation, il s'agit donc d'un mécanisme d'auto-modulation. Afin de permettre à la β -oxydation de se poursuivre, une oxydation intramitochondriale du NADH est nécessaire (Zammit, 1990). Chez le ruminant, l'activité intramitochondriale de la β -hydroxybutyrate déshydrogénase (HBDH), une enzyme qui permet la transformation de l'acétoacétate en β -hydroxybutyrate en consommant du NADH (Emery *et al.*, 1992 ; Hocquette et Bauchart, 1999), est extrêmement faible dans le foie (Nielsen et Fleischer, 1969 ; Koundakjian et Snoswell, 1970 ; Malki *et al.*, 1992) et ne permet donc pas de diminuer le ratio NADH/NAD. La diminution du ratio est assurée par le couplage entre la cétogénèse et la néoglucogénèse. En effet, en cas de balance énergétique négative, comme par exemple en début de lactation chez la vache laitière, la néoglucogénèse à partir du propionate — si l'animal mange encore — et à partir d'autres précurseurs tels que le lactate et l'alanine, est également activée. Ces derniers génèrent du pyruvate, qui, après avoir traversé la membrane mitochondriale interne grâce à un transporteur, est transformé en oxaloacétate. La transformation de l'oxaloacétate en malate avec consommation de NADH grâce à la malate déshydrogénase (MDH) mitochondriale permet ensuite à la β -oxydation de se poursuivre. Parallèlement, l'acétoacétate généré dans la mitochondrie par la cétogénèse est exporté dans le cytosol et transformé en β -hydroxybutyrate grâce à la HBDH cytosolique en consommant du NADH. Ce NADH peut provenir de deux réactions distinctes intervenant dans la voie de la néoglucogénèse. Il peut tout d'abord être produit grâce à la transformation du lactate en pyruvate par la lactate déshydrogénase. La seconde origine fait intervenir le malate intramitochondrial : celui-ci migre vers le cytosol grâce au système de transport des dicarboxylates et est reconverti en oxaloacétate grâce à la MDH cytosolique en produisant du NADH. La phosphoénolpyruvate carboxykinase cytosolique catalyse ensuite la transformation de l'oxaloacétate en phosphoénolpyruvate, en vue de produire du glucose (Zammit, 1990).

Par ailleurs, la β -oxydation des acides gras est inhibée par le propionyl-CoA, forme activée du propionate et premier métabolite intermédiaire lors de la néoglucogénèse. Le propionyl-CoA inhibe en effet une flavoenzyme de la voie de la β -oxydation, l'acyl-CoA déshydrogénase pour acides gras à courte chaîne (Shaw et Engel, 1985). Il existe donc un contrôle par les produits terminaux des fermentations ruminales sur le métabolisme hépatique.

Au niveau peroxysomial, la β -oxydation, surtout active vis-à-vis des acides gras à très longue chaîne, se présente comme un mécanisme d'oxydation partielle, puisqu'elle ne réalise qu'un raccourcissement des chaînes carbonées (Guzman et Geelen, 1993). Les acides gras à longue ou très longue chaîne sont donc transformés en acides gras à chaîne moyenne ou courte (Brady *et al.*, 1993). Elle se distingue de la β -oxydation mitochondriale par deux caractéristiques. Tout d'abord, l'étape initiale d'oxydation est catalysée par une oxydase (*vs* une déshydrogénase pour la β -oxydation mitochondriale), qui a pour effet de produire du peroxyde d'hydrogène plutôt que du NADH en consommant de l'oxygène. Les électrons ne sont donc pas dirigés vers la chaîne de transfert, mais directement vers l'oxygène, ce qui résulte en un bilan énergétique nettement moins favorable (Hennen, 1995 ; Drackley, 1999). Ensuite, les peroxysomes sont dépourvus de chaîne respiratoire liée à la synthèse d'adénosine triphosphate (ATP), ce qui implique que la β -oxydation peroxysomiale n'est pas contrôlée par les besoins énergétiques de la cellule (Drackley, 1999).

Suite à la β -oxydation peroxysomiale, les acides gras raccourcis quittent le peroxysome pour rejoindre le cytosol, et gagnent ensuite soit la mitochondrie pour y subir une β -oxydation complète, soit le réticulum endoplasmique, pour participer à la synthèse des triacylglycérols (Guzman et Geelen, 1993 ; Zammit, 1999). Le rôle de la β -oxydation peroxysomiale n'a pas encore été clairement défini. Il a été suggéré que celle-ci pourrait constituer une part de la stratégie développée par le foie pour faire face à l'afflux augmenté d'AGNE lors de balance énergétique négative (Drackley, 1999 ; Grum *et al.*, 2002). La contribution relative des peroxysomes au taux total d'oxydation de l'acide palmitique (C16 : 0) mesurée *in vitro* dans des homogénats de foie est de 49 % chez des jeunes taurillons et de 29 % chez des veaux préruminants, suggérant ainsi une augmentation de l'activité relative du système peroxysomial pendant la croissance (Piot *et al.*, 1998). Dans des homogénats de foie de vaches laitières, Grum et collaborateurs (1994) ont également décrit une contribution relative des peroxysomes de l'ordre de 50 %. Toutefois, les mesures *in vitro* surestiment très probablement la contribution des peroxysomes à l'oxydation des acides gras, de sorte que cette contribution est vraisemblablement plus faible *in vivo*. Par ailleurs, dans une étude avec des veaux préruminants recevant un aliment d'allaitement contenant du suif ou de l'huile de coprah, Piot et collaborateurs (1999) ont montré que les concentrations hépatiques en triacylglycérols chez les veaux du lot coprah étaient approximativement 20 fois plus élevées que celles des veaux du lot suif. Cette infiltration lipidique du foie a suggéré une moins grande oxydation et une plus grande estérification des acides gras majoritaires de l'huile de coprah — acides laurique (C12 : 0) et myristique (C14 : 0) — par rapport aux acides gras majoritaires du suif — acides palmitique, stéarique (C18 : 0) et oléique (C18 : 1 n-9) — (Bauchart *et al.*, 1999 ; Piot *et al.*, 1999). Cependant, les mesures d'oxydation réalisées sur les homogénats de foie ont montré un potentiel d'oxydation de l'acide laurique 1,4 à 2,1 fois supérieur à celui des acides palmitique et oléique (Piot *et al.*, 1999). De plus, les triacylglycérols

du foie des veaux du lot coprah présentaient des teneurs en acide laurique approximativement 4 fois plus faibles que celles des triacylglycérols de l'aliment ou des chylomicrons, ainsi qu'une augmentation parallèle des teneurs en acides myristique et palmitique (Bauchart *et al.*, 1999). La contribution relative des peroxysomes à l'oxydation totale des acides laurique, palmitique et oléique dans les homogénats de foie des veaux s'élevait respectivement à 55, 26,3 et 26,2 %. L'oxydation supérieure de l'acide laurique au sein des peroxysomes étant incomplète, elle a conduit à la formation d'acides gras à chaîne carbonée raccourcie, pourvus d'une grande aptitude à être ré-allongés pour former des acides gras à longue chaîne pouvant s'accumuler dans le foie (Bauchart *et al.*, 1999 ; Piot *et al.*, 1999). L'élongation hépatique des acides gras chez le bovin n'est en effet que 3,3 fois plus faible que chez le rat (St John *et al.*, 1991), alors que sa lipogenèse *de novo* est 50 fois plus faible (Ballard *et al.*, 1969).

3.1.3. Le cycle de Krebs

Le cycle de Krebs permet l'oxydation complète de l'acétyl-CoA en dioxyde de carbone et la formation de coenzymes réduits, qui seront réoxydés dans la chaîne de transfert des électrons. La cytochrome-*c* oxydase constitue le 4^e complexe de cette chaîne et assure la dernière étape du transport des électrons, à savoir le transfert des électrons à l'oxygène, l'accepteur final. Ce faisant, la chaîne respiratoire conduit à l'accumulation de protons dans l'espace intermembranaire mitochondrial. Ce gradient de protons permettra la synthèse d'ATP grâce à l'ATP synthase, le 5^e complexe de la chaîne de transfert des électrons. Le catabolisme des acides gras par la voie du cycle de Krebs et la chaîne de transport des électrons conduit donc, *in fine*, à la production d'énergie. Alternativement, les acétyl-CoA peuvent être transformés en acétate — précurseur pour la synthèse du cholestérol — ou en corps cétoniques (Hocquette et Bauchart, 1999 ; Drackley, 2000). La conversion de l'acétyl-CoA en corps cétoniques permet de générer une certaine quantité d'énergie, mais la production d'ATP par cette voie reste nettement inférieure à celle du cycle de Krebs. Ainsi, l'oxydation complète de l'acide palmitique par la voie du cycle de Krebs conduit à la formation de 129 ATP par molécule d'acide palmitique, alors que son oxydation par la voie de la cétogénèse ne permet la formation que de 27 ATP. La production hépatique d'énergie devant correspondre à son utilisation dans les diverses voies métaboliques, la cétogénèse permet au foie de métaboliser approximativement 5 fois plus d'acides gras pour la même production d'énergie. La production de corps cétoniques à partir des acides gras est donc une stratégie permettant à l'animal de faire face à l'afflux massif d'acides gras lors de balance énergétique négative (Drackley, 2000). Selon l'état nutritionnel de l'animal, entre 4 et 30 % de l'acétate et entre 10 et 55 % du β -hydroxybutyrate circulants peuvent provenir de l'oxydation hépatique des acides gras à longue chaîne chez le bovin (Hocquette et Bauchart, 1999). La cétogénèse est stimulée lors de toute augmentation de la mobilisation des acides gras, c'est-à-dire lorsque le ratio insuline/glucagon est faible et permet l'activation de la CPT I (Zammit, 1990). La cétogénèse est également contrôlée par un

enzyme régulateur clef, la 3-hydroxy-3-méthylglutaryl-CoA (HMG-CoA) synthase, qui permet la synthèse de HMG-CoA à partir d'acétoacétyl-CoA, le HMG-CoA étant le métabolite précurseur de la synthèse d'acétoacétate et ensuite du β -hydroxybutyrate (Zammit, 1990 ; Drackley, 2000). La HMG-CoA synthase est en effet inhibée par le succinyl-CoA, un intermédiaire du cycle de Krebs (Lowe et Tubbs, 1985). Le succinyl-CoA provient soit d'un afflux augmenté de métabolites vers le cycle de Krebs suite à des ingestions plus importantes ou une meilleure balance énergétique (pyruvate, propionate...), soit de la conversion du propionate en succinyl-CoA lors de la néoglucogenèse (Drackley, 2000). Il faut remarquer que le métabolisme du propionate a un impact considérable sur le métabolisme des acides gras à longue chaîne, que ce soit au niveau de la cétogénèse *via* l'inhibition de la HMG-CoA synthase par le succinyl-CoA, au niveau de l'entrée des acides gras dans la mitochondrie *via* l'inhibition de la CPT I par le méthylmalonyl-CoA ou au niveau de la β -oxydation par le propionyl-CoA (Zammit, 1990). Par ailleurs, dans le cas des acides gras à 12 atomes de carbone ou moins, l'inhibition par le succinyl-CoA se présente comme une alternative pour limiter la cétogénèse, étant donné que l'entrée de ces acides gras dans la mitochondrie est indépendante du système de la carnitine (Zammit, 1990),

3.2. Voie de l'estérification

Les acyl-CoA peuvent, alternativement à la voie de l'oxydation, entrer dans le réticulum endoplasmique lisse pour y être estérifiés en triacylglycérols ou, dans une moindre mesure, en phospholipides et en esters de cholestérol (Gruffat *et al.*, 1996 ; Drackley, 2000). Lors des périodes de balance énergétique positive, la voie de l'estérification est favorisée, car d'une part, la digestion ruminale des hydrates de carbone fournit le glycérol-3-phosphate, issu de la dégradation du glucose par la glycolyse, et d'autre part le taux d'insuline favorise l'inhibition de l'entrée des acides gras dans la mitochondrie *via* l'augmentation de la synthèse de malonyl-CoA (Gruffat *et al.*, 1996). L'estérification des acides gras est également augmentée chez la vache laitière dans la période du péripartum lorsque la mobilisation lipidique augmente, avec un afflux passif d'AGNE vers le foie, et que les ingestions diminuent (Bauchart *et al.*, 1996). La synthèse hépatique des triacylglycérols implique en tout 4 réactions chimiques : 3 réactions d'estérification et une réaction d'hydrolyse. La 1^{re} étape, catalysée par une glycérophosphate acyltransférase (GPAT), est une réaction d'estérification entre le glycérol-3-phosphate et un acyl-CoA, qui génère du 1-acylglycérol-3-phosphate ou lysophosphatidate. Cet intermédiaire subit, grâce à une lysophosphatidate acyltransférase, une 2^e estérification avec un acyl-CoA et donne ainsi naissance à du 1,2-diacylglycérol-3-phosphate, également appelé acide phosphatidique. La 3^e étape est une réaction d'hydrolyse catalysée par une phosphatidate phosphohydrolase, qui libère le groupement phosphate et génère du 1,2-diacylglycérol. Les 3 premières étapes de la synthèse des triacylglycérols sont communes à la synthèse des phospholipides. La 4^e est par contre tout à fait spécifique : une diacylglycérol acyltransférase réalise

une réaction d'estérification entre un acyl-CoA et le 1,2-diacylglycérol, pour former un triacylglycérol (Gruffat *et al.*, 1996 ; Drackley, 2000). D'après Wilson et collaborateurs (1992), l'activité spécifique de la GPAT, qui, pour rappel, est l'enzyme catalysant la 1^{re} réaction de la synthèse des triacylglycérols, est plus élevée dans le tissu adipeux sous-cutané que dans le foie, lors de son expression par unité de protéine. Le niveau d'activité plus faible de la GPAT hépatique permettrait de limiter la quantité de triacylglycérols formés lors de mobilisation lipidique et de favoriser la β -oxydation, et donc la cétogenèse. Van den Top et collaborateurs (1996) ont également rapporté, chez des vaches laitières en *post partum*, des concentrations hépatiques en triacylglycérols plus élevées au sein du lot d'animaux ayant disposé d'un accès libre à leur régime pendant la période de tarissement par rapport au lot de vaches ayant disposé d'un accès restreint. Ces concentrations plus élevées étaient précisément associées à une activité hépatique de la GPAT plus faible, suggérant ainsi une orientation des acides gras vers la β -oxydation afin de protéger les hépatocytes contre toute accumulation ultérieure de triacylglycérols.

Par ailleurs, il existe dans le foie 2 pools de triacylglycérols, un large pool de stockage cytoplasmique et un pool microsomial moins important destiné à l'excrétion (Pullen *et al.*, 1988 ; Gruffat *et al.*, 1996). Les triacylglycérols synthétisés à partir des AGNE plasmatiques sont tout d'abord transférés au pool cytoplasmique. Si ces triacylglycérols doivent être recrutés pour l'assemblage des VLDL, ils subissent une lipolyse *via* la triacylglycérol hydrolase (TGH), suivie d'une réestérification des acides gras formés dans les microsomes (Pullen *et al.*, 1988 ; Gibbons *et al.*, 1992 ; Lehner et Verger, 1997). La *microsomal transfer protein* (MTP) catalyse le transport des triacylglycérols, du cholestérol estérifié, du cholestérol libre et des phospholipides à partir des membranes du réticulum endoplasmique vers le site d'assemblage des VLDL, c'est-à-dire la lumière du réticulum endoplasmique (Gruffat *et al.*, 1996). Ce faisant, elle ajoute l'apolipoprotéine B, fraîchement synthétisée dans le réticulum endoplasmique rugueux. Des vésicules de transport apportent ces VLDL naissants à l'appareil de Golgi, où les apolipoprotéines B sont glycosylées. Des vésicules sécrétoires issues de la face concave de l'appareil de Golgi transportent ensuite les VLDL naissants vers la surface de l'hépatocyte, fusionnent avec sa membrane et libèrent ainsi les VLDL dans les sinusoides hépatiques (Bauchart, 1993).

Le ruminant se caractérise par un très faible taux d'exportation des VLDL par rapport au rat, malgré un taux d'estérification des acides gras en triacylglycérols similaire. Ainsi, l'hépatocyte de la chèvre exporte 25 fois moins de triacylglycérols que celui du rat (Kleppe *et al.*, 1988). Cette capacité limitée du foie à sécréter les triacylglycérols dans les VLDL est principalement responsable de la stéatose hépatique fréquemment observée chez les vaches laitières hautes productrices en début de lactation (Reid *et al.*, 1979 ; Kleppe *et al.*, 1988 ; Pullen *et al.*, 1990). Etant donné qu'aucune accumulation de particules de VLDL naissante n'a été observée dans les vésicules de l'appareil de Golgi chez le bovin, il semble que ce soit la biosynthèse et la disponibilité des constituants des VLDL qui constituent l'étape limitante de leur exportation plutôt que le processus de sécrétion proprement dit (Bauchart *et*

al., 1996). Dans ce cadre, plusieurs hypothèses ont été avancées. Dans l'ensemble des espèces, le taux hépatique de sécrétion des triacylglycérols dans les VLDL correspond, de façon générale, au taux de lipogenèse hépatique. Les espèces qui ont une capacité hépatique limitée de synthèse *de novo* des acides gras, telles que les ruminants, ont également une capacité hépatique limitée à sécréter des lipoprotéines riches en triacylglycérols (Pullen *et al.*, 1990). Les triacylglycérols sécrétés dans les VLDL proviendraient donc principalement des acides gras synthétisés *de novo*. Cette synthèse étant limitée chez le bovin, le pool microsomial de triacylglycérols est vraisemblablement de faible importance, ce qui limite la sécrétion de VLDL (Hocquette et Bauchart, 1999). Une autre limitation possible serait un faible taux de synthèse ou un taux élevé de dégradation de l'apolipoprotéine B100. Gruffat et collaborateurs (1997) ont montré que la lipidose hépatique chez la vache laitière en début de lactation était associée à une diminution très importante de l'apolipoprotéine B100 et à une légère diminution de son ARN messager. Le taux de production de l'apolipoprotéine B dans des échantillons de foie de rat et de veau semble néanmoins similaire (Gruffat-Mouty *et al.*, 1999). Récemment, Gruffat-Mouty et collaborateurs (2001) ont montré qu'un régime d'allaitement enrichi en huile de coprah induisait chez des veaux préruminants une infiltration lipidique du foie due à une diminution de la synthèse d'apolipoprotéine B, conduisant à une réduction de la sécrétion des VLDL. Une synthèse déficiente en phosphatidylcholine, constituant principal avec l'apolipoprotéine B de l'enveloppe hydrophile des VLDL, constitue une autre hypothèse plausible. De même, une activité trop faible de la MTP du ruminant pourrait expliquer le faible niveau de sécrétion des VLDL (Bauchart *et al.*, 1996 ; Drackley, 2000). Bremmer et collaborateurs (2000) ont observé une diminution de l'activité de la MTP dans le foie de vaches laitières dans les jours précédant le part, parallèlement à une augmentation du contenu hépatique en triacylglycérols. Ils n'ont pu cependant attribuer de rôle à la MTP dans l'étiologie de la lipidose hépatique, étant donné l'absence de corrélation entre l'activité de la MTP et le contenu hépatique en triacylglycérols. Lors de la distribution d'un aliment d'allaitement enrichi en huile de coprah ou en suif, Graulet et collaborateurs (2004) ont quant à eux observé un contenu hépatique en MTP plus faible chez le veau préruminant que chez le rat, mais n'ont pu démontrer une implication directe de la MTP dans l'accumulation de la graisse au sein du foie de veau. Enfin, il a été suggéré que l'activité de la TGH du ruminant pourrait également constituer un facteur limitant de la sécrétion des VLDL (Bauchart *et al.*, 1997). L'inhibition de la lipolyse des triacylglycérols du pool cytoplasmique par un inhibiteur spécifique de la TGH dans des hépatocytes de rat a d'ailleurs résulté en une mobilisation et une sécrétion réduites des triacylglycérols stockés ainsi qu'en une diminution importante de la sécrétion d'apolipoprotéine B100 (Gilham *et al.*, 2003).

4. Conclusion

Il apparaît que le métabolisme lipidique du ruminant se distingue de celui des espèces non ruminantes par de nombreuses caractéristiques, telles qu'une proportion élevée de HDL, un taux réduit de triacylglycérols circulants, une lipogenèse hépatique très limitée de même qu'une faible sécrétion hépatique de VLDL. Ces caractéristiques sont pour la majorité une conséquence des particularités de sa physiologie digestive. De nombreux points n'ont cependant pas encore été éclaircis. Ainsi, le faible niveau d'exportation hépatique des triacylglycérols dans le sang, qui prédispose la vache laitière en début de lactation à la stéatose hépatique, n'a, par exemple, pas encore d'étiologie précise à l'heure actuelle.

5. Références

- AUBOIRON S., DURAND D., LEPLAIX L., BAUCHART D. Effects of various levels of dietary triglycerides on hepatic metabolism of very low density lipoproteins in the preruminant calf, *Bos* spp. *Ann. Zootech.*, 1993, **42**, 205.
- BALLARD F.J., HANSON R.W., KRONFELD D.S. Gluconeogenesis and lipogenesis in tissue from ruminant and nonruminant animals. *Fed. Proc.*, 1969, **28**, 218-231.
- BAUCHART D., DURAND D., LAPLAUD P.M., FORGEZ P., GOULINET S., CHAPMAN M.J. Plasma lipoproteins and apolipoproteins in the preruminant calf, *Bos* spp : density distribution, physicochemical properties, and the in vivo evaluation of the contribution of the liver to lipoprotein homeostasis. *J. Lipid Res.*, 1989, **30**, 1499-1514.
- BAUCHART D. Lipid absorption and transport in ruminants. *J. Dairy Sci.*, 1993, **76**, 3864-3881.
- BAUCHART D., GRUFFAT D., DURAND D. Lipid absorption and hepatic metabolism in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.*, 1996, **55**, 39-47.
- BAUCHART D., GRUFFAT D., GRAULET B., DURAND D. Production et stockage des triglycérides par le foie. *Cah. Nutr. Diét.*, 1997, **32**, 233-241.
- BAUCHART D., DURAND D., GRUFFAT-MOUTY D., PIOT C., GRAULET B., CHILLIARD Y., HOCQUETTE J.F. Transport sanguin et métabolisme tissulaire des lipides chez le veau de boucherie : effets du remplacement du suif par de l'huile de coprah dans l'aliment d'allaitement. *INRA Prod. Anim.*, 1999, **12**, 273-285.

BELL A.W. Lipid metabolism in liver and selected tissues and in the whole body of ruminant animals. *Progr. Lipid Res.*, 1980, **18**, 117-164.

BONNET M., LEROUX C., FAULCONNIER Y., HOCQUETTE J.F., BOCQUIER F., MARTIN P., CHILLIARD Y. Lipoprotein lipase activity and mRNA are up-regulated by refeeding in adipose tissue and cardiac muscle of sheep. *J. Nutr.*, 2000, **130**, 749-756.

BONNET M., FAULCONNIER Y., HOCQUETTE J.F., BOCQUIER F., LEROUX C., MARTIN P., CHILLIARD Y. Nutritionnal status induces divergent variations of GLUT4 protein content, but not lipoprotein lipase activity, between adipose tissues and muscles in adult cattle. *Br. J. Nutr.*, 2004, **92**, 617-625.

BRADY P.S., RAMSAY R.R., BRADY L.J. Regulation of the long-chain carnitine acyltransferases. *FASEB J.*, 1993, **7**, 1039-1044.

BRAUN J.E.A., SEVERSON D.L. Regulation of the synthesis, processing and translocation of lipoprotein lipase. *Biochem. J.*, 1992, **287**, 337-347.

BREMMER D.R., BERTICS S.J., BESONG S.A., GRUMMER R.R. Changes in hepatic microsomal triglyceride transfer protein and triglyceride in periparturient dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 2000, **83**, 2252-2260.

BRINDLE N.P., ZAMMIT V.A., POGSON C.I. Regulation of carnitine palmitoyltransferase activity by malonyl-CoA in mitochondria from sheep liver, a tissue with a low capacity for fatty acid synthesis. *Biochem. J.*, 1985, **232**, 177-182.

BROWN M.S., GOLDSTEIN J.L. A receptor-mediated pathway for cholesterol homeostasis. *Science*, 1986, **232**, 34-47.

CHAPMAN M.J. Animal lipoproteins : chemistry, structure, and comparative aspects. *J. Lipid Res.*, 1980, **21**, 789-853.

CHILLIARD Y., VACELET J.M., DURAND D., BAUCHART D. Portal-drained viscera (PDV) and hepatic balance of energy metabolites in high-yielding cows : effects of a fat supplement on PDV rates. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1992, **32**, 501.

CHRISTIE W.W., NOBLE R.C., CLEGG R.A. The hydrolysis of very low density lipoproteins and chylomicrons of intestinal origin by lipoprotein lipase in ruminants. *Lipids*, 1986, **21**, 252-253.

CLEGG R.A. Bovine serum apo-lipoprotein effectors of milk lipoprotein lipase. *Biochem. Soc. Trans.*, 1978, **6**, 1207-1210.

CORDLE S.R., YEAMAN S.J., CLEGG R.A. Salt-resistant (hepatic) lipase : evidence for its presence in bovine liver and adrenal cortex. *Biochim. Biophys. Acta*, 1983, **753**, 213-219.

CUVELIER C., CABARAUX J.-F., DUFRASNE I., ISTASSE L., HORNICK J.-L. Production, digestion et absorption des acides gras chez le ruminant. *Ann. Med. Vet.*, 2005, **149**, 49-59.

DRACKLEY J.K. Biology of dairy cows during the transition period : the final frontier ? *J. Dairy Sci.*, 1999, **82**, 2259-2273.

DRACKLEY J.K. Lipid metabolism. In : D'Mello J.P.F. (Ed.), Farm animal metabolism and nutrition. CAB International : Wallingford, 2000, 97-119.

DRYDEN F.D., MARCHELLO J.A., ADAMS G.H., HALE W.H. Bovine serum lipids. II. Lipoprotein quantitative and qualitative composition as influenced by added animal fat diets. *J. Anim. Sci.*, 1971, **32**, 1016-1029.

DURAND D., BAUCHART D., LAPLAUD P.M., LEFAIVRE J., CHAPMAN M.J. Importance of the portal venous pathway to the transport of intestinal triglyceride-rich lipoproteins in the preruminant calf. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1990, Suppl. **2**, 228S.

EMERY R.S., LIESMAN J.S., HERDT T.H. Metabolism of long chain fatty acids by ruminant liver. *J. Nutr.*, 1992, **122**, 832-837.

EMMISON N., AGIUS L., ZAMMIT V.A. Regulation of fatty acid metabolism and gluconeogenesis by growth hormone and insulin in sheep hepatocyte cultures. *Biochem. J.*, 1991, **274**, 21-26.

ETIENNE J., NOE L., ROSSIGNOL M., DOSNE A.-M., DEBRAY J. Post-heparin lipolytic activity with no hepatic triacylglycerol lipase involved in a mammalian species. *Biochim. Biophys. Acta*, 1981, **663**, 516-523.

FAULCONNIER Y., BONNET M., FLECHET J., BOCQUIER F., CHILLIARD Y. Nutritional regulation of lipoprotein lipase activity in bovine adipose tissues and muscles. *Proc. Nutr. Soc.*, 1999, **58**, 109A.

FAULCONNIER Y., BONNET M., BOCQUIER F., LEROUX C., CHILLIARD Y. Effects of photoperiod and feeding level on adipose tissue and muscle lipoprotein lipase activity and mRNA level in dry non-pregnant sheep. *Br. J. Nutr.*, 2001, **85**, 299-306.

FERRERI L.F., GLEOCKLER D.H. Electrophoretic characterization of bovine lipoprotein subfractions isolated by agarose gel chromatography. *J. Dairy Sci.*, 1979, **62**, 1577-1582.

FERRERI L.F., ELBEIN R.C. Fractionation of plasma triglyceride-rich lipoproteins of the dairy cow : evidence of chylomicron-size particles. *J. Dairy Sci.*, 1982, **65**, 1912-1920.

FIELDING C.J., SHORE V.G., FIELDING P.E. A protein cofactor of lecithin : cholesterol acyltransferase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 1972, **46**, 1493-1498.

FIELDING C.J., FIELDING P.E. Molecular physiology of reverse cholesterol transport. *J. Lipid Res.*, 1995, **36**, 211-228.

FORTE T.M., BELL-QUINT J.J., CHENG F. Lipoproteins of fetal and newborn calves and adult steer : a study of developmental changes. *Lipids*, 1981, **16**, 240-245.

GIBBONS G.F. Assembly and secretion of hepatic very-low-density lipoprotein. *Biochem. J.*, 1990, **268**, 1-13.

GIBBONS G.F., BARTLETT S.M., SPARKS C.E., SPARKS J.D. Extracellular fatty acids are not utilized directly for the synthesis of very-low-density lipoprotein in primary cultures of rat hepatocytes. *Biochem. J.*, 1992, **287**, 749-753.

GILHAM D., HO S., RASOULI M., MARTRES P., VANCE D.E., LEHNER R. Inhibitors of hepatic microsomal triacylglycerol hydrolase decrease very low density lipoprotein secretion. *FASEB J.*, 2003, **17**, 1685-1687.

GLASCOCK R.F., WELCH V.A. Contribution of the fatty acids of three low density serum lipoproteins to bovine milk fat. *J. Dairy Sci.*, 1974, **57**, 1364-1370.

GRAULET B., GRUFFAT D., DURAND D., BAUCHART D. Fatty acid metabolism in liver slices : a comparison between the rat and preruminant calf. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1999, **39**, 86.

GRAULET B., GRUFFAT D., DURAND D., BAUCHART D. Small intestine and liver microsomal triacylglycerol transfer protein in the bovine and rat : effects of dietary coconut oil. *J. Dairy Sci.*, 2004, **87**, 3858-3868.

GRUFFAT D., DURAND D., GRAULET B., BAUCHART D. Regulation of VLDL synthesis and secretion in the liver. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1996, **36**, 375-389.

GRUFFAT D., DURAND D., CHILLIARD Y., WILLIAMS P., BAUCHART D. Hepatic gene expression of apolipoprotein B100 during early lactation in underfed, high producing dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 1997, **80**, 657-666.

GRUFFAT-MOUTY D., GRAULET B., DURAND D., SAMSON-BOUMA M.E., BAUCHART D. Apolipoprotein B production and very low density lipoprotein secretion by calf liver slices. *J. Biochem.*, 1999, **126**, 188-193.

GRUFFAT-MOUTY D., GRAULET B., DURAND D., SAMSON-BOUMA M.E., BAUCHART D. Effects of dietary coconut oil on apolipoprotein B synthesis and VLDL secretion by calf liver slices. *Br. J. Nutr.*, 2001, **86**, 13-19.

GRUM D.E., HANSEN L.R., DRACKLEY J.K. Peroxisomal β -oxidation of fatty acids in bovine and rat liver. *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, 1994, **109**, 281-292.

GRUM D.E., DRACKLEY J.K., CLARK J.H. Fatty acid metabolism in liver of dairy cows fed supplemental fat and nicotinic acid during an entire lactation. *J. Dairy Sci.*, 2002, **85**, 3026-3034.

GRUMMER R.R., DAVIS C.L. Plasma concentration and lipid composition of lipoproteins in lactating dairy cows fed control and high grain diets. *J. Dairy Sci.*, 1984, **67**, 2894-2901.

GRUMMER R.R., CARROLL D.J. A review of lipoprotein cholesterol metabolism : importance to ovarian function. *J. Anim. Sci.*, 1988, **66**, 3160-3173.

GRUMMER R.R. Etiology of lipid-related metabolic disorders in periparturient dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 1993, **76**, 3882-3896.

GUZMAN M., GEELEN M.J.H. Regulation of fatty acid oxidation in mammalian liver. *Biochim. Biophys. Acta*, 1993, **1167**, 227-241.

HA Y.C., BARTER P.J. Differences in plasma cholesteryl ester transfer activity in sixteen vertebrate species. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1982, **71B**, 265-269.

HANSON R.W., BALLARD F.J. The relative significance of acetate and glucose as precursors for lipid synthesis in liver and adipose tissue from ruminants. *Biochem. J.*, 1967, **105**, 529-536.

HARRISON F.A., LEAT W.M.F., FORSTER A. Absorption of maize oil infused into the duodenum of the sheep. *Proc. Nutr. Soc.*, 1974, **33**, 101A-102A.

HENNEN G. Biochimie 1^{er} cycle. Dunod : Paris, 1995, 436 p.

HERDT T.H., WENSING T., HAAGSMAN H.P., VAN GOLDE L.M.G., BREUKINK H.J. Hepatic triacylglycerol synthesis during a period of fatty liver development in sheep. *J. Anim. Sci.*, 1988, **66**, 1997-2013.

HOCQUETTE J.-F., GRAULET B., OLIVECRONA T. Lipoprotein lipase activity and mRNA levels in bovine tissues. *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, 1998, **121**, 201-212.

HOCQUETTE J.-F., BAUCHART D. Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1999, **39**, 27-48.

JESSE B.W., EMERY R.S., THOMAS J.W. Control of bovine hepatic fatty acid oxidation. *J. Dairy Sci.*, 1986, **69**, 2290-2297.

JONAS A. Physicochemical properties of bovine serum high density lipoprotein. *J. Biol. Chem.*, 1972, **247**, 7767-7772.

KLEPPE B.B., AIELLO R.J., GRUMMER R.R., ARMENTANO L.E. Triglyceride accumulation and very low density lipoprotein secretion by rat and goat hepatocytes in vitro. *J. Dairy Sci.*, 1988, **71**, 1813-1822.

KOUNDAKJIAN P.P., SNOSWELL A.M. Ketone body and fatty acid metabolism in sheep tissues. *Biochem. J.*, 1970, **119**, 49-57.

LAPLAUD P.M., BAUCHART D., DURAND D., CHAPMAN M.J. Lipoproteins and apolipoproteins in intestinal lymph of the preruminant calf, *Bos spp.*, at peak lipid absorption. *J. Lipid Res.*, 1990, **31**, 1781-1792.

LAROSA J.C., LEVY R.I., HERBERT P., LUX S.E., FREDRICKSON D.S. A specific apoprotein activator for lipoprotein lipase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 1970, **41**, 57-62.

LEHNER R., VERGER R. Purification and characterization of a porcine liver microsomal triacylglycerol hydrolase. *Biochemistry*, 1997, **36**, 1861-1868.

LIM C.T., SCANU A.M. Apoproteins of bovine serum high density lipoproteins : isolation and characterization of the small-molecular-weight components. *Artery*, 1976, **2**, 483-496.

LOWE D.M., TUBBS P.K. Succinylation and inactivation of 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA synthase by succinyl-CoA and its possible relevance to the control of ketogenesis. *Biochem. J.*, 1985, **232**, 37-42.

MAHLEY R.W., INNERARITY T.L., RALL S.C. Jr., WEISGRABER K.H. Plasma lipoproteins : apolipoprotein structure and function. *J. Lipid Res.*, 1984, **25**, 1277-1294.

MALKI M.C., KANTE A., DEMIGNE C., LATRUFFE N. Expression of R-3-hydroxybutyrate dehydrogenase, a ketone body converting enzyme in heart and liver mitochondria of ruminant and non-ruminant mammals. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1992, **101B**, 413-420.

MANSBACH II C.M., ARNOLD A., COX M.A. Factors influencing triacylglycerol delivery into mesenteric lymph. *Am. J. Physiol.*, 1985, **249**, G642-G648.

MARCEL Y.L. Lecithin : cholesterol acyltransferase and intravascular cholesterol transport. *Adv. Lipid Res.*, 1982, **19**, 85-136.

MAZUR A., RAYSSIGUIER Y. Profil lipoprotéique de la vache laitière. *Ann. Rech. Vét.*, 1988, **19**, 53-58.

MCGARRY J.D., MILLS S.E., LONG C.S., FOSTER D.W. Observations on the affinity for carnitine, and malonyl-Co A sensitivity, of carnitine palmitoyltransferase I in animal and human tissues. *Biochem. J.*, 1983, **214**, 21-28.

MCGARRY J.D., BROWN N.F. The mitochondrial carnitine palitoyltransferase system. From concept to molecular analysis. *Eur. J. Biochem.*, 1997, **244**, 1-14.

MILLS G.L., TAYLAUR C.E. The distribution and composition of serum lipoproteins in eighteen animals. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1971, **40B**, 489-501.

NICOLL A., MILLER N.E., LEWIS B. High-density lipoprotein metabolism. *Adv. Lipid Res.*, 1980, **17**, 53-106.

NIELSEN N.C., FLEISCHER S. β -hydroxybutyrate dehydrogenase : lack in ruminant liver mitochondria. *Science*, 1969, **166**, 1017-1019.

NOBLE R.C., O'KELLY J.C., MOORE J.H. Observations on the lecithin : cholesterol acyltransferase system in bovine plasma. *Biochim. Biophys. Acta*, 1972, **270**, 519-528.

NOBLE R.C., CROUCHMAN M.L., MOORE J.H. Synthesis of cholesterol esters in the plasma and liver of sheep. *Lipids*, 1975, **10**, 790-799.

ORAM J.F., JOHNSON C.J., AULINSKAS BROWN T. Interaction of high density lipoprotein with its receptor on cultured fibroblasts and macrophages. Evidence for reversible binding at the cell surface without internalization. *J. Biol. Chem.*, 1987, **262**, 2405-2410.

PALMQUIST D.L. A kinetic concept of lipid transport in ruminants. A review. *J. Dairy Sci.*, 1976, **59**, 355-363.

PALMQUIST D.L., MATTOS W. Turnover of lipoproteins and transfer to milk fat of dietary (1-carbon-14) linoleic acid in lactating cows. *J. Dairy Sci.*, 1978, **61**, 561-565.

PETHICK D.W., DUNSHEA F.R. Fat metabolism and turnover. In: Forbes J.M., France J. (Eds.), Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism. CAB International : Wallingford, 1993, 291-311.

PIOT C., VEERKAMP J.H., BAUCHART D., HOCQUETTE J.F. Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues. *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, 1998, **121**, 185-194.

PIOT C., HOCQUETTE J.F., VEERKAMP J.H., DURAND D., BAUCHART D. Effects of dietary coconut oil on fatty acid oxidation capacity of the liver, the heart and skeletal muscles in the preruminant calf. *Br. J. Nutr.*, 1999, **82**, 299-308.

PULLEN D.L., EMERY R.S., AMES N.K. Turnover of hepatic and plasma triacylglycerol in sheep. *J. Anim. Sci.*, 1988, **66**, 1538-1547.

PULLEN D.L., LIESMAN J.S., EMERY R.S. A species comparison of liver slice synthesis and secretion of triacylglycerol from nonesterified fatty acids in media. *J. Anim. Sci.*, 1990, **68**, 1395-1399.

PUPPIONE D.L., KUNITAKE S.T., HAMILTON R.L., PHILLIPS M.L., SCHUMAKER V.N., DAVIS L.D. Characterization of unusual intermediate density lipoproteins. *J. Lipid Res.*, 1982a, **23**, 283-290.

PUPPIONE D.L., KUNITAKE S.T., TOOMEY M.L., LOH E., SCHUMAKER V.N. Physicochemical characterization of ten fractions of bovine alpha lipoproteins. *J. Lipid Res.*, 1982b, **23**, 371-379.

RAPHAEL B.C., DIMICK P.S., PUPPIONE D.L. Lipid characterization of bovine serum lipoproteins throughout gestation and lactation. *J. Dairy Sci.*, 1973a, **56**, 1025-1032.

RAPHAEL B.C., DIMICK P.S., PUPPIONE D.L. Electrophoretic characterization of bovine serum lipoproteins throughout gestation and lactation. *J. Dairy Sci.*, 1973b, **56**, 1411-1414.

REID I.M., COLLINS R.A., BAIRD G.D., ROBERTS C.J., SYMONDS H.W. Lipid production rates and the pathogenesis of fatty liver in fasted cows. *J. Agric. Sci.*, 1979, **93**, 253-256.

REID I.M., ROBERTS C.J. Subclinical fatty liver in dairy cows : current research and future prospects. *Ir. Vet. J.*, 1983, **37**, 104-110.

RUDLING M.J., PETERSON C.O. LDL receptors in bovine tissues assayed as the heparin-sensitive binding of ¹²⁵I-labeled LDL in homogenates : relation between liver LDL receptors and serum cholesterol in the fetus and post term. *Biochim. Biophys. Acta*, 1985, **836**, 96-104.

SHAW L., ENGEL P.C. The suicide inactivation of ox liver short-chain acyl-CoA dehydrogenase by propionyl-CoA. *Biochem. J.*, 1985, **230**, 723-731.

ST JOHN L.C., LUNT D.K., SMITH S.B. Fatty acid elongation and desaturation enzyme activities of bovine liver and subcutaneous adipose tissue microsomes. *J. Anim. Sci.*, 1991, **69**, 1064-1073.

STEAD D., WELCH V.A. Lipid composition of bovine serum lipoproteins. *J. Dairy Sci.*, 1975, **58**, 122-127.

STEINMETZ A., UTERMANN G. Human apolipoprotein A-IV activates the enzyme lecithin : cholesterol acyltransferase. *Arteriosclerosis*, 1983, **3**, 495a.

SUGDEN M.C., HOLNESS M.J., HOWARD R.M. Changes in lipoprotein lipase activities in adipose tissue, heart and skeletal muscle during continuous or interrupted feeding. *Biochem. J.*, 1993, **292**, 113-119.

TAKAHASHI Y., ITOH F., OOHASHI T., MIYAMOTO T. Distribution of apolipoprotein E among lipoprotein fractions in the lactating cow. *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, 2003, **136**, 905-912.

VAN DEN TOP A.M., GEELEN M.J.H., WENSING T., WENTINK G.H., VAN 'T KLOOSTER A.T., BEYNEN A.C. Higher postpartum hepatic triacylglycerol concentrations in dairy cows with free rather than restricted access to feed during the dry period are associated with lower activities of hepatic glycerolphosphate acyltransferase. *J. Nutr.*, 1996, **126**, 76-85.

VAN DIJK S., WENSING T. Comparison of the lipoprotein pattern of the horse, the pony and the lactating and non-lactating cow obtained by a combination of an ultracentrifugation and a precipitation technique. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1989, **94B**, 735-738.

VERNON R.G. Lipid metabolism in the adipose tissue of ruminant animals. *Progr. Lipid Res.*, 1980, **19**, 23-106.

WENDLANDT R.M., DAVIS C.L. Characterization of bovine serum lipoproteins. *J. Dairy Sci.*, 1973, **56**, 337-339.

WILSON J.J., YOUNG C.R., SMITH S.B. Triacylglycerol biosynthesis in bovine liver and subcutaneous adipose tissue. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1992, **103B**, 511-516.

ZAMMIT V.A. Ketogenesis in the liver of ruminants- adaptations to a challenge. *J. Agric. Sci.*, 1990, **115**, 155-162.

ZAMMIT V.A. Carnitine acyltransferases : functional significance of subcellular distribution and membrane topology. *Progr. Lipid Res.*, 1999, **38**, 199-224.

Tableau I : Caractéristiques physico-chimiques des lipoprotéines plasmatiques du bovin¹

Lipoprotéines ²	Densité (g/ml)	Diamètre (Å)	Composition (% Matière sèche)					Composition en apolipoprotéines
			Cholestérol libre	Cholestérol estérifié	Triacylglycérols	Phospholipides	Protéines	
CM	< 0,95	650-3000	4-6	1-4	72-87	4-5	2-3	AI, AIV, B48, CI, CII, CIII, CIV
VLDL	< 1,006	250-800	3-9	2-15	45-74	7-25	6-23	B48, B100, CI, CII, CIII, CIV, E
IDL	1,006-1,020	ND ³	8	2-3	61-66	13	11-16	AIV, B48, B100
LDL	1,019-1,076	190-250	5-11	31-41	0-21	18-41	19-32	B100, E
HDL	1,060-1,21	70-150	1-6	13-37	0-6	12-41	28-68	AI, AII, AIV, CI, CII, CIII, CIV, E

¹ Données résumées de : Mills et Taylaur, 1971 ; Raphael *et al.*, 1973b ; Stead et Welch, 1975 ; Forte *et al.*, 1981 ; Ferreri et Elbein, 1982 ; Puppione *et al.*, 1982a ; Bauchart *et al.*, 1989 ; Bauchart, 1993 ; Takahashi *et al.*, 2003 ² CM : chylomicron ; VLDL : *very low density lipoprotein* ; IDL : *intermediate density lipoprotein* ; LDL : *low density lipoprotein* ; HDL : *high density lipoprotein* ³ Non déterminé

Tableau II : Caractéristiques des apolipoprotéines du ruminant¹

Apolipoprotéine	Poids moléculaire	Site de synthèse	Distribution plasmatique ²	Fonctions connues
AI	28000	Intestin-foie	CM, HDL	Formation particule, liaison récepteur de la particule, active LCAT
AII ³	8800	Intestin-foie	HDL	Active HL
AIV	42000	Intestin	CM, HDL	Active LCAT
B100	550000	Foie	VLDL, LDL	Formation particule, liaison récepteur de la particule
B48	265000	Intestin, (foie ?) ⁴	CM, VLDL, CM Remnants	Formation particule, liaison récepteur de la particule
CI	8000	Foie	CM, VLDL, HDL	Active LPL
CII	10000	Foie	CM, VLDL, HDL	Liaison lipides, active LPL
CIII	9000	Foie	CM, VLDL, HDL	Inhibe LPL
CIV	10000	Foie	CM, VLDL, HDL	Inhibe LPL
E	34000	Foie	VLDL, LDL, HDL	Liaison récepteur de la particule, active LCAT

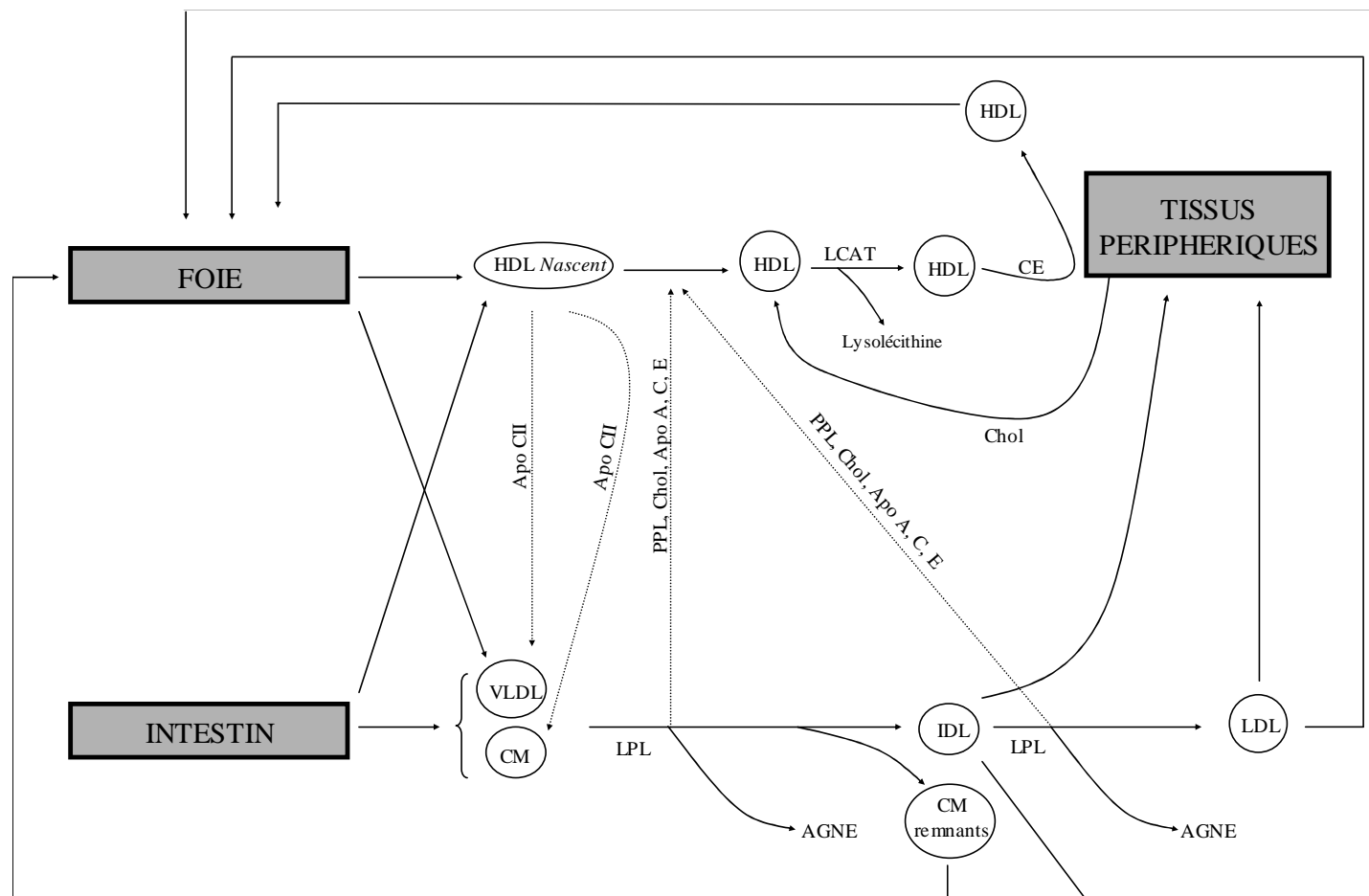
¹ D'après Bauchart, 1993 ; Drackley, 2000 ; Takahashi *et al.*, 2003 ² CM : chylomicron ; VLDL : *very low density lipoprotein* ; IDL : *intermediate density lipoprotein* ; LDL : *low density lipoprotein* ; HDL : *high density lipoprotein* ; LCAT : lecithine-cholestérol acyl transférase ; HL : lipase hépatique ; LPL : lipoprotéine lipase ³ L'apolipoprotéine AII (poids moléculaire de 17500) n'a pas été détectée chez le bovin, mais un polypeptide de poids moléculaire de 8800 a été mis en évidence dans les HDL. Il correspondrait à une forme monomérique de AII (Lim et Scanu, 1976) ⁴ Il n'existe aucune preuve de synthèse par le foie (Gibbons, 1990)

Tableau III : Concentrations plasmatiques des lipoprotéines du ruminant

Références	Lipoprotéines ¹							
	CM		VLDL		LDL		HDL	
	mg/l	%	mg/l	%	mg/l	%	mg/l	%
Vache laitière en lactation								
Raphael <i>et al.</i> , 1973a ²	-	-	47 ⁷	0,9	1970 ⁸	38,8	3270	64,4
Wendlandt et Davis, 1973 ³	-	-	86 ^{7,9}	2,0 ⁹	1128 ^{8,9}	26,5	3040 ⁹	71,5
Grummer et Davis, 1984 ⁴	-	-	43 ⁷	1,2	208 ⁸	5,8	3327	93,0
Van Dijk et Wensing, 1989 ⁵	86	1,5	262	4,7	2067	38,2	3118	55,6
Vache laitière tarie et gestante								
Raphael <i>et al.</i> , 1973a	-	-	139 ⁷	4,5	701 ⁸	22,9	1900	62,1
Van Dijk et Wensing, 1989	84	2,5	243	7,2	1074	32,7	1985	57,6
Boeuf								
Dryden <i>et al.</i> , 1971	-	-	152 ⁷	8,3	421 ⁸	23,0	1261	68,8
Forte <i>et al.</i> , 1981	ND ⁶	-	164	5,5	543 ⁸	18,2	2283	76,4

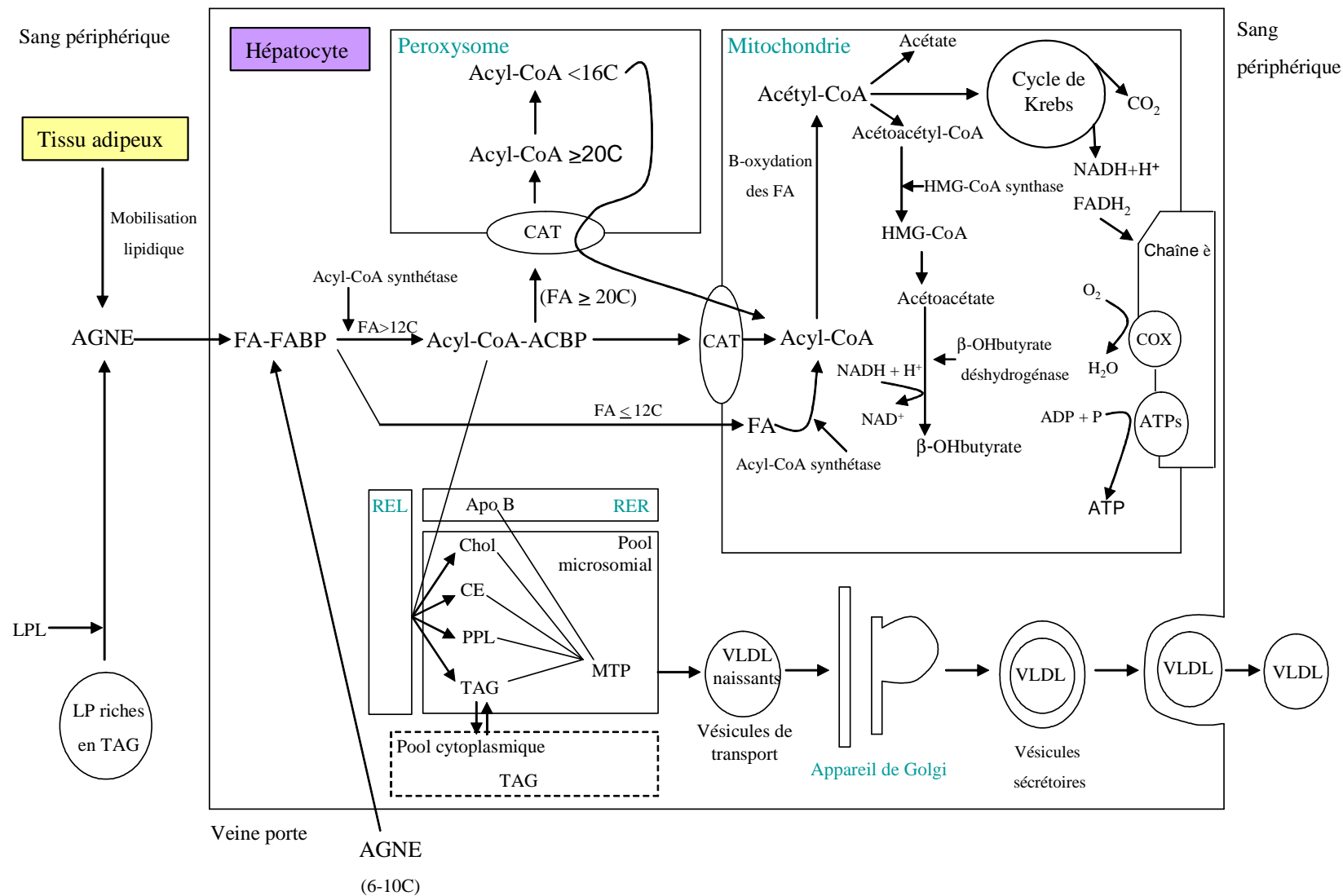
¹ CM : chylomicron ; VLDL : *very low density lipoprotein* ; LDL : *low density lipoprotein* ; HDL : *high density lipoprotein*. Valeurs exprimées en mg de lipides totaux par litre de plasma ainsi qu'en % de lipoprotéines, calculés sur base du total des concentrations individuelles ou donnés par l'auteur ² 5 à 10^e semaine de lactation ³ Stade de lactation non précisé. Production laitière journalière de 18 à 28 kg ⁴ 7^e à 19^e semaine de lactation ⁵ 3^e mois de lactation ⁶ Non déterminé ⁷ Comprend les lipoprotéines de densité < 1.005 ou 1.006 ⁸ Comprend les lipoprotéines de densité 1.006 à 1.063 ⁹ Calculés à partir des résultats de l'auteur.

Figure 1 : Principales étapes du métabolisme des lipoprotéines du ruminant (modifiée à partir de Bauchart, 1993)



CM : chylomicron ; VLDL : *very low density lipoprotein* ; IDL : *intermediate density lipoprotein* ; LDL : *low density lipoprotein* ; HDL : *high density lipoprotein* ; HDL *nascent* : HDL naissants discoïdaux ; LPL : lipoprotéine lipase ; LCAT : lécithine-cholestérol acyltransférase ; AGNE : acides gras non estérifiés ; Chol : cholestérol libre ; CE : cholestérol estérifié ; PPL : phospholipides ; Apo : apolipoprotéines.

Figure 2 : Principales réactions du métabolisme hépatique des acides gras à chaîne courte, moyenne et longue chez le ruminant (modifiée à partir de Gruffat *et al.*, 1996 ; Hocquette et Bauchart, 1999)



AGNE : acides gras non estérifiés ; LPL : lipoprotéine lipase ; LP : lipoprotéine ; FA : *fatty acid* ; FABP : *fatty acid binding protein* ; CoA : coenzyme A ; ACBP : *acyl-coenzyme A binding protein* ; CAT : carnitine acyl-transférase ; HMG-CoA : 3-hydroxy-3-méthylglutaryl-CoA ; ADP : adénosine diphosphate ; ATP : adénosine triphosphate ; P : phosphate ; Chaîne è : chaîne de transfert des électrons ; COX : cytochrome-c oxydase ; ATPs : ATP synthase ; RER : réticulum endoplasmique rugueux ; REL : réticulum endoplasmique lisse ; Chol : cholestérol libre ; CE : cholestérol estérifié ; PPL : phospholipides ; TAG : triacylglycérol ; Apo : apolipoprotéine ; MTP : *microsomal transfer protein* ; VLDL : *very low density lipoprotein*

IV. Acides gras et métabolisme énergétique des muscles squelettiques chez le bovin

C. Cuvelier, J.-F. Cabaraux, I. Dufrasne, L. Istasse, J.-L. Hornick

Annales de Médecine Vétérinaire, 2005, sous presse

Résumé

Le métabolisme énergétique des muscles squelettiques du bovin présente plusieurs spécificités, dues principalement aux particularités de sa physiologie digestive. Il repose sur l'utilisation préférentielle de certains substrats, acides gras volatils et corps cétoniques d'une part, glucose d'autre part, la contribution des acides gras à chaîne longue s'avérant être quant à elle relativement limitée. Comme chez les autres espèces, la nature des fibres musculaires influence le mode d'utilisation de ces substrats en favorisant certaines voies métaboliques. Le métabolisme énergétique peut ainsi être davantage oxydatif, ou oxydo-glycolytique, ou bien encore franchement glycolytique. D'étroites relations existent entre ce métabolisme énergétique, la composition chimique du muscle — plus particulièrement sa teneur en lipides — et la qualité sensorielle de la viande qui en résultera.

Summary

Fatty acids and muscular energetic metabolism in cattle

Energy metabolism of skeletal muscles in cattle is characterized by several specificities, mostly related to particularities of the digestive physiology. Energy metabolism of muscles relies on preferential utilization of some nutrients, such as volatile fatty acids and ketone bodies on the one hand, and glucose on the other hand, the contribution of non-esterified long chain fatty acids being limited. As for other species, nutrients utilization is influenced by the nature of muscle fibers, leading to preferential metabolic pathways. Energy metabolism can be either more oxidative, oxido-glycolytic, or glycolytic. Close relationships are found between energy metabolism, chemical composition of muscle — more particularly its fat level — and organoleptic quality of meat.

1. Introduction

Le métabolisme lipidique du ruminant a été abordé dans 2 précédentes synthèses, en se focalisant d'une part sur la production, la digestion et l'absorption des acides gras (Cuvelier *et al.*, 2005a) et d'autre part sur le transport sanguin et le métabolisme hépatique des acides gras (Cuvelier *et al.*, 2005b). On rappellera brièvement que dans le rumen, les acides gras sont issus de 2 voies métaboliques distinctes : d'une part la dégradation des hydrates de carbone en acides gras volatils et leur absorption par la paroi ruminale, et d'autre part le métabolisme microbien des lipides, qui génère des acides gras à longue chaîne carbonée absorbés à hauteur de l'intestin grêle (Cuvelier *et al.*, 2005a). Par ailleurs, il a été rappelé que le profil plasmatique en lipoprotéines du ruminant se caractérise par une très faible proportion de lipoprotéines riches en triacylglycérols — chylomicrons et lipoprotéines de très faible densité (VLDL, *Very Low Density Lipoprotein*) — et une proportion très élevée de lipoprotéines de haute densité, cette distribution allant de pair avec des concentrations plasmatiques faibles en triacylglycérols, mais très élevées en cholestérol estérifié et en phospholipides. De plus, il est apparu que le métabolisme hépatique du ruminant présente 2 caractéristiques majeures : un faible niveau de sécrétion des VLDL dans le courant sanguin et une lipogenèse très réduite, le rendant sensible à la stéatose hépatique (Cuvelier *et al.*, 2005b).

La présente revue aborde le métabolisme musculaire énergétique au sein des muscles squelettiques chez le bovin, en insistant plus particulièrement sur la problématique des acides gras volatils ou à longue chaîne carbonée en raison de leur impact sur la qualité sensorielle de la viande.

2. Typologie des fibres musculaires

Les fibres musculaires peuvent être classées selon leurs propriétés contractiles et/ou métaboliques. Des études relativement anciennes ont permis de séparer les fibres en 3 principaux types (tableau I). Brooke et Kaiser (1970) ont utilisé l'activité ATPasique (ATP, adénosine triphosphate) des fibres pour les classer selon leur vitesse de contraction. Peter et collaborateurs (1972), ont combiné la mesure de l'activité ATPasique myofibrillaire et celle de certaines enzymes, telle que la succinate déshydrogénase, une enzyme du métabolisme oxydatif, pour réaliser une classification basée sur les caractéristiques contractiles (vitesse de contraction lente ou rapide) et métaboliques (métabolisme oxydatif, oxydo-glycolytique ou glycolytique). Ils ont ainsi identifié les fibres lentes oxydatives, SO (*Slow Oxidative*), les fibres rapides oxydo-glycolytiques, FOG (*Fast Oxido-Glycolytic*), et les fibres rapides glycolytiques, FG (*Fast Glycolytic*). Ashmore et Doerr (1971), ont, quant à eux, incorporé un critère supplémentaire, la couleur (R : *red*, W : *white*), pour établir une troisième classification. Ces classifications, initialement considérées équivalentes, se sont néanmoins rapidement révélées

inadéquates et imprécises, aboutissant à la définition de sous-types tels que les fibres IIC, intermédiaire entre les fibres I et IIA (Pette et Staron, 1990).

Récemment, le développement de nouvelles techniques basées sur l'utilisation d'anticorps spécifiques de différents types de chaînes lourdes de myosine a permis de procéder à une classification beaucoup plus fine (Pette et Staron, 1990). Les fibres musculaires sont en effet des cellules plurinuclées constituées de faisceaux de myofibrilles. Véritables structures contractiles, les myofibrilles sont constituées d'une part de filaments fins composés d'actine, de tropomyosine et de troponine, et d'autre part de filaments épais de myosine (Hennen, 1995). Tout comme les autres protéines contractiles, la myosine existe sous plusieurs isoformes contenant chacune 2 chaînes polypeptidiques de haut poids moléculaire appelées chaînes lourdes de myosine (MyHC, *Myosin Heavy Chain*), dont l'expression varie en fonction du type de muscle et du stade de développement (Cassar-Malek *et al.*, 1998). L'utilisation d'anticorps spécifiques de différentes isoformes de chaînes lourdes de myosine permet de classer les fibres musculaires uniquement en fonction de leur type contractile, lent (I) ou rapide (II) (Picard *et al.*, 1998). Chez le bovin, 3 types de fibres musculaires ont ainsi été identifiés : les fibres I, IIA et IIX, qui contiennent respectivement des MyHC I, IIA et IIX (Picard *et al.*, 2003a) (tableau II). Les fibres IIX ont longtemps été confondues avec les fibres IIB, car les techniques utilisées ne permettaient pas leur distinction. Il semble à présent que l'isoforme MyHC IIB ne soit pas exprimée chez le bovin. L'utilisation des anticorps anti-MyHC a par ailleurs permis d'identifier des fibres hybrides, qui contiennent simultanément plusieurs isoformes de MyHC. On distingue ainsi notamment les fibres IIC, qui comprennent les isoformes de MyHC I et IIA, ainsi que les fibres IIAX, pourvues des isoformes de MyHC IIA et IIX (Picard *et al.*, 2003a).

A côté de cette classification basée sur les propriétés contractiles, les fibres musculaires sont également classées sur base de leurs propriétés métaboliques, par mesure des activités des enzymes représentatives de leur métabolisme énergétique. Schématiquement, ce métabolisme fait intervenir deux grandes voies, celle de la transformation anaérobie du glucose, et celle du métabolisme énergétique aérobie. Les enzymes impliquées dans la transformation anaérobie du glucose les plus fréquemment investiguées sont la phosphofructokinase (PFK), l'aldolase et la glycéraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase (G3PDH) pour la voie de la glycolyse ; la lactate déshydrogénase (LDH), ainsi que la glycogène phosphorylase et la glycogène synthétase (GS) pour le métabolisme du glycogène. Au niveau du métabolisme énergétique aérobie, il s'agit de la succinate déshydrogénase, l'isocitrate déshydrogénase (ICDH), la citrate synthase (CS) et la cytochrome-*c* oxydase (COX), ainsi que de la lipoprotéine lipase (LPL) (indicateur indirect du métabolisme aérobie, *cfr. infra*) et de certaines enzymes impliquées dans la β -oxydation des acides gras, comme la β -hydroxyacyl-CoA déshydrogénase (β -HADH) (Hocquette *et al.*, 1998b ; Picard *et al.*, 2003a). La teneur en isoforme musculaire ou cardiaque de la protéine de liaison des acides gras (H-FABP, *Heart Fatty Acid Binding*

Protein) est également un indicateur du métabolisme aérobie (Brandstetter *et al.*, 2002). Fréquemment dans la littérature, et ce, il est vrai de façon un peu abusive, ce sont les termes métabolismes « glycolytique » et « oxydatif » qui sont utilisés pour désigner respectivement la transformation anaérobie du glucose et le métabolisme énergétique aérobie. Etant donné leur utilisation courante par la plupart des auteurs ayant travaillé sur ce sujet, ils seront également employés ici. Il est recommandé de mesurer l'activité de plusieurs enzymes simultanément, car les différences métaboliques entre muscles sont plus ou moins marquées en fonction de l'enzyme choisi (Picard *et al.*, 2003a). Certains auteurs recommandent aussi d'utiliser des *ratios* d'activité enzymatique (PFK/CS ou G3PDH/ β -HADH par exemple) (Pette et Staron, 1990) ou les caractéristiques des mitochondries musculaires (nombre, volume...) comme indicateurs du métabolisme oxydatif (Hocquette *et al.*, 1998b). Précisons que le rôle exact des enzymes cités ci-dessus sera détaillé lorsque le métabolisme énergétique musculaire sera abordé. Les différents types de fibres musculaires ainsi que leurs caractéristiques contractiles et métaboliques sont présentés dans le tableau II.

Les différentes méthodes de classification ne sont pas comparables et leur choix revêt une importance majeure. En effet, selon la classification de Peter et collaborateurs (1972), les fibres FOG, par exemple, sont considérées comme pourvues d'un métabolisme oxydo-glycolytique et de MyHC IIa. Il apparaît cependant que chez le bovin, dans le muscle *Longissimus thoracis*, les fibres dotées de MyHC IIa peuvent être classées en 2 populations, les oxydo-glycolytiques et les glycolytiques (Picard *et al.*, 1998). Ces dernières, dans la classification de Peter et collaborateurs (1972), sont considérées comme des FG, dotées d'un métabolisme glycolytique et de MyHC IIx. Par contre, dans le muscle *Semitendinosus*, les fibres pourvues de MyHC IIa présentent un métabolisme oxydo-glycolytique (Picard *et al.*, 1998) et correspondent donc bien aux fibres FOG de la classification de Peter et collaborateurs (1972).

Ce dernier point illustre par ailleurs le fait qu'il existe, au niveau d'un même type de fibres, une grande hétérogénéité du métabolisme. Il n'existe en effet pas de correspondance parfaite entre les propriétés contractiles et métaboliques des fibres (Hocquette *et al.*, 1996b ; 2001). De plus, il existe une hétérogénéité du métabolisme énergétique au sein d'une même fibre musculaire (Swatland, 1985) et au sein d'un même muscle (Karlstrom *et al.*, 1994). La partie profonde des muscles est en effet plus oxydative que la partie superficielle (Karlstrom *et al.*, 1994). Il est néanmoins possible, au sein d'une même espèce et sur base des activités de plusieurs enzymes, de classer approximativement les muscles du plus oxydatif au plus glycolytique. Des muscles à activité continue, tels que le diaphragme, le cœur et le masséter, présentent ainsi un métabolisme fortement oxydatif, alors qu'un muscle tel que le peaucier, caractérisé par une activité acméique, est doté d'un métabolisme très glycolytique. Les différences métaboliques entre muscles à valeur bouchère sont toutefois relativement faibles comparativement aux différences observées entre les muscles plus extrêmes tels que ceux cités ci-dessus (Talmant *et al.*, 1986 ; Hocquette *et al.*, 1997 ; 1998a). Par ailleurs, dans l'espèce bovine, il est

possible de constater, pour un même stade physiologique, des différences métaboliques entre races précoces (Montbéliarde par exemple) et races tardives (Charolaise et Limousine par exemple), les premières étant caractérisées par un métabolisme musculaire glycolytique plus faible (Hocquette *et al.*, 1996b). De même, les bovins culards présentent un métabolisme énergétique plus glycolytique et/ou moins oxydatif, en raison d'une proportion plus élevée de fibres IIX (préalablement considérées comme des fibres IIB) et une proportion plus faible de fibres IIA (Batjoens *et al.*, 1990 ; Wegner *et al.*, 2000).

3. Métabolisme des nutriments énergétiques dans le tissu musculaire

Plusieurs catégories de substrats énergétiques peuvent être identifiées au sein du tissu musculaire. Certains de ceux-ci sont apportés par la circulation sanguine : le glucose, le lactate, les acides gras volatils (AGV), les corps cétoniques (CC), les acides gras non estérifiés à longue chaîne carbonée (AGNE) et les triacylglycérols. D'autres ont une origine endogène : le glycogène et les triacylglycérols. L'ensemble des voies métaboliques faisant intervenir ces nutriments sont décrites ci-dessous et sont schématisées dans la figure 1.

3.1. Métabolisme du glucose et du lactate

Chez le ruminant, le muscle squelettique est le premier consommateur de glucose, qui couvre une part importante des besoins énergétiques musculaires (Pethick, 1984). Le ruminant absorbe pourtant très peu de glucose par voie digestive, mais développe une importante néoglucogenèse intrahépatique en vue de satisfaire notamment les besoins musculaires (Hocquette *et al.*, 1996b). La concentration artérielle en glucose chez le mouton à l'entretien se situe entre 2,9 et 3,8 mmole/l (tableau III) (Pethick, 1984). Le transport du glucose dans le tissu musculaire constitue l'étape limitante de son métabolisme. Le glucose sanguin pénètre en effet dans les cellules musculaires et dans les adipocytes intramusculaires grâce à des transporteurs transmembranaires à diffusion facilitée (GLUT), et principalement grâce à la GLUT4, une isoforme sensible à l'insuline, spécifique des tissus musculaires et adipeux (Hocquette *et al.*, 1996a). Le taux de prélèvement du glucose par le muscle est relativement faible chez le ruminant, de l'ordre de 4 % (Boisclair *et al.*, 1993 ; 1994 ; Dunshea *et al.*, 1995), en raison du niveau d'expression et d'activité limités des transporteurs (Hocquette *et al.*, 1996a). La contribution du glucose au métabolisme musculaire est néanmoins importante, grâce à l'apport sanguin abondant de glucose qui compense largement la faible efficacité de prélèvement (Pethick, 1984). Les muscles oxydatifs présentent, chez le ruminant, un contenu en GLUT4 plus faible que celui des muscles glycolytiques ou oxydo-glycolytiques (Hocquette *et al.*, 1995). Cette spécificité des ruminants par rapport aux monogastriques pourrait être interprétée comme un moyen pour limiter l'utilisation du glucose par les muscles oxydatifs et le rediriger ainsi vers d'autres sites tels que les

muscles glycolytiques, qui sont des consommateurs obligés de glucose. Ceci pourrait également suggérer que les muscles oxydatifs s'orientent davantage vers l'utilisation de l'acétate comme substrat énergétique plutôt que du glucose de façon à épargner ce dernier qui est produit par l'animal lui-même (néoglucogenèse hépatique) (Hocquette *et al.*, 1996a).

Au sein du tissu musculaire, le glucose peut suivre différentes voies métaboliques (figure 1) : 1) oxydation, 2) transformation en L-lactate, 3) synthèse de glycogène (Pethick, 1984), 4) synthèse d'acides gras, en particulier dans les adipocytes intramusculaires (Smith et Crouse, 1984 ; Hocquette *et al.*, 2005b). A l'exception de la synthèse de glycogène, ces différentes voies métaboliques empruntent toutes un même chemin initial, celui de la glycolyse, une voie catabolique oxydative et anaérobie faisant intervenir une série de 10 réactions biochimiques utilisant le nicotinamide adénine dinucléotide (NAD) comme cosubstrat. Brièvement, retenons que ces réactions peuvent être groupées en 2 phases : la 1^{re} au cours de laquelle le glucose est converti en glycéraldéhyde-3-phosphate, et la seconde où les 2 molécules de glycéraldéhyde-3-phosphate sont transformées en pyruvate. La PFK et l'aldolase sont des enzymes glycolytiques appartenant à la 1^{re} phase, tandis que la G3PDH est active au sein de la 2^e (Hennen, 1995).

1) Oxydation

L'oxydation du glucose commence par la 1^{re} étape de transformation intracytoplasmique du glucose en pyruvate par la voie de la glycolyse. Le pyruvate pénètre ensuite dans la mitochondrie et est transformé grâce à la pyruvate déshydrogénase (PDH) en acétyl-coenzymeA (CoA). L'acétyl-CoA va être complètement oxydé dans le cycle de Krebs en dioxyde de carbone et va permettre la formation de coenzymes réduits qui seront réoxydés dans la chaîne de transfert des électrons (Hennen, 1995). La contribution potentielle maximale du glucose au métabolisme oxydatif musculaire est de l'ordre de 30 à 57 % chez le mouton à l'entretien (tableau III) (Pethick, 1984). Par ailleurs, chez cette même espèce, seulement 18 à 26 % du glucose capté est directement oxydé, le reste étant vraisemblablement stocké sous forme de glycogène avant d'être ultérieurement oxydé (Pethick, 1984 ; Hocquette *et al.*, 1998b).

La mesure de l'activité de certaines enzymes impliquées dans les réactions ci-dessus, telles que la CS, l'ICDH, la succinate déshydrogénase et la COX, permet d'évaluer l'intensité du métabolisme musculaire oxydatif, c'est-à-dire l'importance relative des voies métaboliques oxydatives pour fournir de l'énergie au muscle. Les 3 premières enzymes appartiennent au cycle de Krebs : la CS catalyse de façon irréversible la condensation de l'acétyl-CoA et de l'oxaloacétate en citrate, l'ICDH catalyse la décarboxylation oxydative de l'isocitrate en α -cétoglutarate, et la succinate déshydrogénase catalyse l'oxydation du succinate en fumarate. La quatrième enzyme, la COX, appartient quant à elle à la chaîne de transport des électrons, et en assure la dernière étape, à savoir le transfert des électrons à l'accepteur final, l'oxygène (Hennen, 1995).

2) Transformation en L-lactate

Il s'agit d'une fermentation homolactique : le glucose est préalablement transformé en pyruvate par la voie de la glycolyse et le pyruvate est ensuite transformé en L-lactate, qui sera exporté dans la circulation sanguine. Cette dernière réaction est catalysée par la LDH et s'accompagne de l'oxydation de son co-facteur, le NADH (Nicotinamide Adénine Dinucléotide Hydrogéné), en NAD^+ . Cette réaction permet de restaurer, en conditions anaérobies, le stock cytosolique de NAD^+ indispensable à la 6^e réaction de la glycolyse, et donc à la poursuite de celle-ci (Hennen, 1995). Il s'agit donc d'une voie métabolique principalement utilisée par les fibres glycolytiques contenant peu de mitochondries (Hocquette *et al.*, 1996b).

Simultanément, le L-lactate est prélevé du courant sanguin et peut être utilisé i) par le foie pour la néoglucogenèse, ii) par les fibres oxydatives pour une oxydation complète (Hennen, 1995 ; McCullagh *et al.*, 1996), iii) pour la lipogenèse au sein des adipocytes intramusculaires et sous-cutanés (Smith et Crouse, 1984).

3) Synthèse de glycogène

La synthèse de glycogène à partir du glucose constitue une voie majeure de transformation de celui-ci dans les cellules musculaires (Pethick, 1984). La 1^{re} étape de la synthèse du glycogène correspond à la 1^{re} réaction de la glycolyse, c'est-à-dire l'activation du glucose en glucose-6-phosphate *via* l'hexokinase. Après 2 autres étapes intermédiaires, la GS réalise le transfert des unités glucosidiques sur la chaîne de glycogène en croissance (Hennen, 1995). Le glycogène pourra être ultérieurement utilisé grâce à la voie de la glycogénolyse, au cours de laquelle il sera dégradé en glucose-1-phosphate *via* une glycogène phosphorylase, puis transformé en glucose-6-phosphate qui pourra à son tour réintégrer la voie de la glycolyse (Hennen, 1995). La GS et la glycogène phosphorylase sont 2 enzymes dont les activités sont fréquemment dosées pour estimer l'intensité du métabolisme glycolytique musculaire (Hocquette *et al.*, 1998b).

4) Synthèse d'acides gras

La synthèse d'acides gras dans le muscle se déroule plus particulièrement au sein des adipocytes intramusculaires (Smith et Crouse, 1984 ; Hocquette *et al.*, 2005b).

D'une façon générale, la synthèse des triacylglycérols dans les tissus — ou lipogenèse — met en jeu deux processus biochimiques majeurs : l'hydrolyse par la LPL des lipides transportés dans les lipoprotéines (chylomicrons et VLDL) permettant ainsi le captage par l'adipocyte des acides gras libérés, et la synthèse endogène d'acides gras à partir du glucose ou des acides gras volatils (lipogenèse *de novo*). La biosynthèse *de novo* des acides gras nécessite deux éléments : tout d'abord, une réserve d'acétyl-CoA (cytoplasmique), et ensuite, la présence d'un pouvoir réducteur, sous forme de nicotinamide adénine dinucléotide phosphate (NADPH) (Hennen, 1995). L'acétyl-CoA peut provenir de différents précurseurs, tels que le glucose, les acides aminés, le lactate, le pyruvate ou l'acétate

(Hocquette *et al.*, 1998b). Bien que l'acétate soit clairement le précurseur majoritaire des acides gras dans les tissus adipeux de ruminants, nous détaillerons ici la lipogenèse à partir du glucose, qui semble prépondérante dans le tissu adipeux intramusculaire (Smith et Crouse, 1984 ; Hocquette *et al.*, 2005b). Les 2 enzymes clés de la lipogenèse à partir du glucose sont ainsi l'ATP citrate lyase et la NADP malate déshydrogénase, également appelée enzyme malique (Hennen, 1995 ; Pethick *et al.*, 2004). La synthèse des acides gras à partir du glucose débute par la transformation intracytoplasmique du glucose en pyruvate par la voie de la glycolyse, suivie de sa décarboxylation oxydative intramitochondriale en acétyl-CoA, grâce à la PDH. L'acétyl-CoA formé constitue le précurseur pour la synthèse des acides gras. Cependant, étant donné qu'il s'agit d'un processus cytosolique, l'acétyl-CoA est d'abord exporté de la mitochondrie grâce au système de transport des acides tricarboxyliques, sous forme de citrate. Dans le cytoplasme, l'ATP citrate lyase catalyse la transformation du citrate en acétyl-CoA, rendant ainsi ce dernier disponible pour la lipogenèse. Ce faisant, elle permet aussi la libération de l'oxaloacétate, qui va être transformé en malate. L'enzyme malique catalyse alors la décarboxylation oxydative du malate en pyruvate et réduit le NADP^+ en NADPH, et fournit de cette façon une partie du pouvoir réducteur nécessaire à la synthèse des acides gras. L'initiation de la synthèse s'opère grâce à l'acétyl-CoA carboxylase, une enzyme qui catalyse la carboxylation de l'acétyl-CoA en malonyl-CoA — véritable « donneur d'unités acétyles » pour le processus d'élongation — et qui constitue l'étape limitante de la lipogenèse (Hennen, 1995 ; Drackley, 2000).

L'insuline se présente comme le principal facteur de régulation du captage par les cellules musculaires et adipeuses du glucose et de son métabolisme intracellulaire. Elle augmente en effet la prise tissulaire de glucose, son stockage et son oxydation, en stimulant respectivement l'activité de GLUT4, de la GS et de la PDH (Hocquette *et al.*, 1998b). L'insuline augmente donc la synthèse de glycogène et l'oxydation du glucose tout d'abord de façon indirecte en stimulant le transport du glucose vers la cellule, et ensuite de façon directe en agissant sur les enzymes clés de son métabolisme (Hocquette *et al.*, 1998b). L'insuline régule par ailleurs également la biosynthèse des acides gras, en activant l'acétyl-CoA carboxylase (Hennen, 1995). La régulation des autres enzymes clés de la lipogenèse à partir de l'acétyl-CoA ne sera pas détaillée ici, étant donné qu'elle a fait l'objet de très nombreuses revues.

3.2. Métabolisme des acides gras volatils

Les AGV sont issus de la dégradation des hydrates de carbone alimentaires par les microorganismes du rumen. Les 3 principaux AGV formés à ce niveau et absorbés sont l'acétate, le propionate et le butyrate. Cependant, seul l'acétate constitue véritablement un substrat pour le tissu musculaire. En effet, lors du premier passage hépatique des AGV à partir de la veine porte, 85 à 90 % du propionate

sont transformés en glucose et plus de 80 % du butyrate sont directement utilisés par le foie (Hocquette et Bauchart, 1999).

La concentration sanguine artérielle en acétate chez le mouton à l'entretien est de l'ordre de 1,2 mmole/l (tableau III) (Pethick, 1984). Son taux de captage par le train postérieur *in vivo* est de l'ordre de 35 à 45 % chez le ruminant, soit un taux nettement supérieur à celui du glucose (Hocquette *et al.*, 1998b). La majorité de l'acétate capté est directement et complètement oxydé ($\pm 80\%$), le reste étant utilisé comme précurseur carboné pour la synthèse des acides gras (Pethick *et al.*, 1981). Ainsi, la contribution maximale de l'acétate au métabolisme oxydatif musculaire est estimée entre 30 et 40 % chez le mouton à l'entretien (tableau III) (Pethick, 1984).

3.3. Métabolisme des corps cétoniques

Tout comme pour l'acétate, l'importance de la contribution des CC au métabolisme musculaire est une spécificité du ruminant (Pethick, 1984). Les CC — acétoacétate et β -hydroxybutyrate — sont produits soit au niveau de l'épithélium ruminal, soit au niveau hépatique. La concentration sanguine artérielle en CC chez le mouton à l'entretien est de l'ordre de 0,35 mmole/l (tableau III) (Pethick, 1984). Le β -hydroxybutyrate constitue cependant le principal CC circulant chez le ruminant (Koundakjian et Snoswell, 1970 ; Pethick *et al.*, 1987). Le taux d'extraction du β -hydroxybutyrate par le train postérieur *in vivo* est approximativement de 10 à 45 % (Hocquette *et al.*, 1998b). De même que pour l'acétate, la plus grande partie est directement oxydée ($> 80\%$) et la contribution maximale au métabolisme oxydatif musculaire s'élève environ à 15 %. Ces valeurs indiquent ainsi que chez le ruminant, approximativement la moitié du métabolisme énergétique musculaire est pris en charge par les AGV et les CC, alors que chez l'homme, cette contribution n'est que d'environ 10 % (tableau III) (Pethick, 1984), en raison d'apports sanguins aux muscles de ces molécules beaucoup plus faibles. L'oxydation des CC passe tout d'abord par la transformation du β -hydroxybutyrate en acétoacétate grâce à la β -hydroxybutyrate déshydrogénase. Cette étape se déroulerait vraisemblablement au niveau mitochondrial (Koundakjian et Snoswell, 1970). L'acétoacétate est ensuite converti en acétoacétyl-CoA puis en acétyl-CoA (Hennen, 1995).

3.4. Métabolisme des acides gras non estérifiés et des triacylglycérols

Les acides gras à longue chaîne présents dans le courant sanguin se trouvent soit sous forme de triacylglycérols, soit sous forme libre, c'est-à-dire d'AGNE (Hocquette *et al.*, 2000).

Les triacylglycérols circulants, transportés par les lipoprotéines, sont hydrolysés par la LPL en acides gras libres ou non estérifiés, qui sont ensuite captés par le tissu musculaire sous-jacent (Hocquette *et*

al., 1998b ; Cuvelier *et al.*, 2005b). L'activité de la LPL exerce donc un contrôle sur l'approvisionnement musculaire en substrats énergétiques d'origine lipoprotéique (Pethick et Dunshea, 1993). Les caractéristiques et le mode d'action de la LPL ont été amplement détaillés dans une précédente synthèse (Cuvelier *et al.*, 2005b). Il est néanmoins intéressant de rappeler que chez le bovin comme chez les autres espèces animales, l'activité de la LPL et l'expression de son gène sont plus élevées dans les muscles oxydatifs comme le muscle cardiaque, que dans les muscles plus glycolytiques, tels que le *Longissimus thoracis* (Hocquette *et al.*, 1998a).

Les AGNE plasmatiques, transportés par l'albumine, sont issus soit de la mobilisation des réserves lipidiques, soit de l'hydrolyse des triacylglycérols circulants par la LPL (Pethick et Dunshea, 1993). La concentration plasmatique en AGNE est approximativement 10 fois plus faible chez le mouton que chez l'homme (tableau III) et elle varie en fonction de l'état physiologique et/ou nutritionnel de l'animal (Pethick *et al.*, 1983 ; Pethick et Dunshea, 1993 ; Hocquette *et al.*, 2000). Ainsi, une nette augmentation de la concentration peut être observée lors de mobilisation des réserves lipidiques, en cas de jeûne ou de sous-alimentation par exemple (Jackson *et al.*, 1968 ; Pethick et Dunshea, 1993). La concentration plasmatique en AGNE chez la brebis tarie non gestante à l'entretien est de l'ordre de 0,1 mmole/l ; elle est de 1,1 mmole/l après un jeûne de 3 jours. Les AGNE représentent par ailleurs moins de 5 % de la masse totale des lipides plasmatiques chez le ruminant (Pethick et Dunshea, 1993). Le taux d'extraction approximatif des AGNE par le train postérieur est de l'ordre de 20 % chez la brebis tarie non gestante (Pethick et Dunshea, 1993) et la quantité d'AGNE directement oxydés par le muscle au repos est relativement faible (entre 3 et 40 %) (Bell et Thompson, 1979 ; Pethick *et al.*, 1987 ; Pethick et Dunshea, 1993). La contribution maximale potentielle des AGNE au métabolisme oxydatif musculaire est ainsi seulement de 5 % chez le mouton à l'entretien, alors qu'elle est de 70 à 100 % chez l'homme (tableau III) (Pethick, 1984) en raison d'apports sanguins plus importants. Le reste des AGNE prélevés entrerait dans le pool intramusculaire de triacylglycérols — soit au sein des adipocytes intramusculaires, soit dans les gouttelettes lipidiques des fibres musculaires — ou serait stocké sous forme d'acylcarnitine dans le cytosol des cellules musculaires avant d'être oxydé (Dagenais *et al.*, 1976 ; Bell, 1980 ; Pethick, 1984).

Au sein des cellules du tissu musculaire, les acides gras sont liés à des protéines de liaison spécifiques, les FABP et les *Acyl-CoA Binding Proteins* (ACBP), dont le rôle est vraisemblablement de créer 2 pools cytoplasmiques d'acides gras, l'un inactivé et l'autre activé, en vue de diriger ceux-ci soit vers les sites d'oxydation (mitochondries et peroxysomes), soit vers les sites d'estérification (Smith *et al.*, 1985 ; Veerkamp, 1995 ; Faergeman et Knudsen, 1997). Les fibres musculaires se caractérisent par la présence d'une isoforme de FABP spécifique au muscle squelettique, la H-FABP, tandis que les adipocytes intramusculaires sont dotés d'une isoforme spécifique au tissu adipeux, la A-FABP (Adipocyte-FABP) (Smith *et al.*, 1985). Le contenu en H-FABP ainsi que le niveau d'expression de la

H-FABP (c'est-à-dire la quantité d'acide ribonucléique messenger, ARNm) sont tous deux plus élevés dans les muscles oxydatifs que dans les muscles glycolytiques (Piot *et al.*, 2000 ; Brandstetter *et al.*, 2002).

1) Voie de l'oxydation

Les acides gras à longue chaîne présents dans le cytoplasme de la cellule musculaire sont transformés en acyl-CoA grâce à une acyl-CoA synthase (Hocquette et Bauchart, 1999). Deux sites d'oxydation sont alors possibles.

Les acides gras peuvent tout d'abord être oxydés partiellement au sein des peroxysomes, les acides gras à longue ou très longue chaîne étant ainsi transformés en acides gras à chaîne moyenne ou courte ; ils gagnent ensuite la mitochondrie pour y subir une oxydation complète (Brady *et al.*, 1993 ; Hocquette et Bauchart, 1999).

Alternativement, les acides gras — sous forme d'acyl-CoA — peuvent, tout comme au niveau hépatique, directement entrer dans la mitochondrie grâce à un système de transport complexe dépendant de la carnitine, impliquant l'action coordonnée de 2 carnitine acyl-transférases (CAT) et d'une carnitine:acyl-carnitine translocase (Brady *et al.*, 1993 ; McGarry et Brown, 1997). Cette famille d'enzymes ayant fait l'objet d'une description détaillée dans une précédente synthèse (Cuvelier *et al.*, 2005b), seules quelques notions importantes vont être abordées ici. Les CAT constituent une famille d'enzymes impliquées dans le transport intracellulaire des acides gras. Jusqu'à présent, elles ont été isolées au niveau de la mitochondrie, du peroxysome et du réticulum endoplasmique (Brady *et al.*, 1993 ; Zammit, 1999). Cette famille peut être divisée en deux groupes : les CAT sensibles à l'inhibition au malonyl-CoA, couramment désignées sous le terme générique de CPT_o (*carnitine palmitoyltransferase outer*, carnitine palmitoyl-transférase externe), et les CAT insensibles à celle-ci, parmi lesquelles on peut trouver la CPT_i, une CPT de la membrane mitochondriale interne. La CPT_o de la membrane mitochondriale, couramment appelée « CPT I », est la CAT la plus connue actuellement (Zammit, 1999). Son rôle est de catalyser la formation d'acyl-carnitine et de CoA à partir d'acyl-CoA et de L-carnitine libre. Le CoA est libéré dans le cytoplasme et redevient disponible pour d'autres réactions métaboliques. L'acyl-carnitine est quant à elle transportée à travers la membrane mitochondriale interne par la carnitine:acyl-carnitine translocase en échange de carnitine libre, et est reconvertie en acyl-CoA dans la matrice mitochondriale grâce à la CPT_i, également désignée sous le terme « CPT II », localisée au niveau de la membrane mitochondriale interne (Brady *et al.*, 1993 ; McGarry et Brown, 1997 ; Zammit, 1999). L'activité de la CPT I constitue l'étape limitante de l'oxydation des acides gras dans la mitochondrie, que ce soit au niveau hépatique ou musculaire. La CPT I est en effet inhibée par le malonyl-CoA, 1^{er} intermédiaire formé lors de la synthèse des acides gras (*cfr. supra*) (McGarry *et al.*, 1983 ; Brindle *et al.*, 1985 ; McGarry et Brown, 1997). L'oxydation des acides gras est donc, comme précédemment signalé, indirectement sous le contrôle de l'insuline, puisque celle-ci est responsable de l'activation de l'acétyl-CoA carboxylase, qui catalyse la

carboxylation de l'acétyl-CoA en malonyl-CoA (Hennen, 1995). Il semblerait cependant que l'inhibition de la CPT I par le malonyl-CoA ne soit pas identique entre les 2 populations de mitochondries musculaires — mitochondries intermyofibrillaires ou subsarcolemmales — ainsi qu'entre les différents types de muscles. Piot et collaborateurs (2000) ont en effet montré que la CPT I des mitochondries intermyofibrillaires du cœur de veau préruminant était 28 fois moins sensible au malonyl-CoA que la CPT I des mitochondries subsarcolemmales. Des études plus récentes ont aussi montré que chez le rat, la CPT I des muscles squelettiques rouges présente une relative insensibilité au malonyl-CoA par rapport à la CPT I des muscles blancs (Kim *et al.*, 2002), et ce, davantage au niveau des mitochondries intermyofibrillaires que des mitochondries subsarcolemmales (Koves *et al.*, 2005). L'oxydation intramitochondriale des acides gras est réalisée par la voie de la β -oxydation, qui s'exécute en 4 étapes au terme desquelles il y a formation d'un acyl-CoA plus court de 2 atomes de carbone et d'un acétyl-CoA disponible pour le cycle de Krebs (Hennen, 1995). La 3^e étape de la β -oxydation est catalysée par la β -HADH (Hennen, 1995), dont la mesure de l'activité est parfois utilisée pour qualifier le métabolisme oxydatif du muscle (Hocquette *et al.*, 1998b).

2) Voie de l'estérification

Les acyl-CoA peuvent, alternativement à la voie de l'oxydation, être estérifiés pour former des triacylglycérols. Cette synthèse se produit majoritairement au sein des adipocytes intramusculaires, mais peut également avoir lieu dans les fibres musculaires, donnant ainsi naissance à des gouttelettes lipidiques au sein des cellules (Hocquette et Bauchart, 1999). Le contenu en triacylglycérols est par ailleurs plus élevé dans les fibres musculaires de type oxydatif que dans les fibres de type glycolytique (Spriet *et al.*, 1986). Parallèlement à la synthèse de triacylglycérols, les acyl-CoA peuvent être également estérifiés pour former des phospholipides, constituants majeurs des membranes cellulaires et intracellulaires. Les voies métaboliques de synthèse des triacylglycérols et des phospholipides reposent sur un ensemble de 4 réactions biochimiques, dont les 3 premières sont communes et aboutissent à la formation de 1,2-diacylglycérol (Drackley, 2000).

Les triacylglycérols stockés au sein du tissu musculaire — dans les adipocytes intramusculaires ou les cellules musculaires elles-mêmes — constituent des réserves pouvant être mobilisées grâce à la lipase hormone dépendante (HSL, *Hormone-Sensitive Lipase*), une enzyme qui hydrolyse les triacylglycérols et libère le glycérol et les acides gras libres (Hennen, 1995 ; Cortright *et al.*, 1997). Au sein des fibres musculaires, il semblerait que la LPL et la HSL agissent de façon coordonnée en vue de satisfaire les besoins énergétiques du muscle. La LPL, en hydrolysant les triacylglycérols plasmatiques, restaure les stocks intramusculaires de triacylglycérols qui se réduisent pendant la contraction musculaire, tandis que la HSL fournit les substrats énergétiques en hydrolysant les triacylglycérols stockés dans le cytoplasme (Cortright *et al.*, 1997). Lors de déficit énergétique (en cas de jeûne de l'animal par exemple), une mobilisation des triacylglycérols des tissus adipeux se produit, via l'activation de la

HSL adipocytaire, ce qui augmente la concentration sanguine en AGNE. La cellule musculaire prélève les AGNE circulants, et l'augmentation intracellulaire subséquente en acyl-CoA provoque une inhibition de la HSL musculaire, ce qui permet d'épargner les réserves lipidiques de la cellule musculaire (Faergeman et Knudsen, 1997).

4. Relations entre le métabolisme énergétique musculaire et la composition chimique du muscle

Les différentes voies métaboliques du métabolisme énergétique musculaire qui ont été décrites dans le paragraphe précédent sont régies par de nombreux facteurs d'ordre génétique, nutritionnel et hormonal (Hocquette *et al.*, 2000). En filière bovine viandeuse, la maîtrise de ce métabolisme revêt un intérêt particulier, étant donné les relations étroites entre les caractéristiques du muscle, et notamment sa composition chimique, la qualité de la viande qui en résultera et le métabolisme énergétique musculaire (figure 3). Ce dernier chapitre va s'attacher à décrire les relations entre le métabolisme énergétique musculaire et la composition chimique du muscle, en se focalisant plus précisément sur la problématique de la teneur intramusculaire en lipides.

L'accumulation de graisse au niveau intramusculaire modifie la composition chimique de la viande, et influence ainsi plusieurs paramètres déterminant sa qualité, tels que la flaveur, la jutosité et la tendreté (Hocquette *et al.*, 2000) (figure 3).

Pour rappel, les lipides du muscle se distribuent à trois niveaux : dans les gouttelettes lipidiques des cellules musculaires, dans les membranes cellulaires sous forme de phospholipides et dans les adipocytes intramusculaires (sous forme de triacylglycérols surtout), dont la contribution à la teneur lipidique totale du muscle est la plus importante. Le contenu en graisse d'un muscle est quant à lui la résultante de trois phénomènes concomitants : le prélèvement, la synthèse et la dégradation des triacylglycérols. Tant au niveau de l'adipocyte intramusculaire qu'au niveau de la cellule musculaire, de nombreuses voies métaboliques peuvent donc contribuer à la variabilité du contenu en graisse intramusculaire. Ces voies comprennent : la capacité du muscle à prélever les lipides plasmatiques *via* notamment l'activité de la LPL, la prise en charge intracytoplasmique des acides gras *via* les FABP, la capacité du muscle à synthétiser *de novo* des acides gras à partir de précurseurs carbonés (provenant des glucides ou des lipides) et l'oxydation des acides gras au sein des mitochondries ou leur stockage dans les adipocytes intramusculaires *via* l'activité d'enzymes clés (Hocquette *et al.*, 2003). L'augmentation de la teneur en lipides intramusculaires est associée à une augmentation de l'activité des voies de dépôt (captage des lipides circulants et synthèse *de novo*), de transport intracellulaire mais aussi d'utilisation (oxydation) des acides gras dans le muscle, et donc à une balance dépôt/dégradation en faveur du premier. Ainsi, les muscles qui possèdent le plus de lipides sont ceux qui présentent un turnover des acides gras plus important (Gondret *et al.*, 2001), et ce sont les muscles de type oxydatif qui présentent les teneurs en lipides intramusculaires les plus élevées (Gondret *et al.*, 2001 ; Barnola *et*

al., 2005). De nombreuses recherches sont actuellement menées en vue de déterminer, au sein des différentes voies métaboliques pouvant contribuer à la variabilité du gras intramusculaire, quels sont les paramètres qui sont réellement liés à cette variabilité et donc, quels sont les indicateurs du persillé de la viande bovine. Le présent paragraphe fait précisément, pour chaque voie métabolique impliquée, un état des lieux sur les connaissances actuelles.

4.1. Prélèvement des triacylglycérols circulants

Bien que l'activité de la LPL soit la plus élevée dans les muscles de type oxydatif (Hocquette *et al.*, 1998a ; Faulconnier *et al.*, 1999), aucune relation n'a pu être mise en évidence à ce jour entre l'activité de la LPL ou son niveau d'expression et le contenu en graisse intramusculaire (Hocquette *et al.*, 2003 ; Bonnet *et al.*, 2005).

4.2. Transport intracellulaire

Les travaux de Smith et collaborateurs (1985) ont permis de montrer qu'il existe une corrélation positive entre l'activité de la H-FABP et le taux d'estérification de l'acide palmitique au sein des fibres musculaires du muscle *Sternomandibularis*. Le niveau de persillé d'un muscle n'est cependant pas lié à l'activité de la H-FABP, car la majorité de la graisse intramusculaire est localisée non pas au sein des gouttelettes lipidiques des cellules musculaires, mais bien dans les adipocytes intramusculaires, qui expriment une autre forme de FABP (Moore *et al.*, 1991), la A-FABP. Hocquette et collaborateurs (2003) ont ainsi montré, dans une étude comparant 3 muscles provenant de 4 génotypes de bœufs, qu'il existe une corrélation positive significative entre le contenu en A-FABP d'un muscle et sa teneur en triacylglycérols. Le contenu en A-FABP expliquerait ainsi 58 % de la variabilité totale de la teneur en triacylglycérols intramusculaires, ce qui indiquerait que le nombre d'adipocytes intramusculaires est un des mécanismes biologiques majeur contribuant à l'accumulation de triacylglycérols dans le muscle (Hocquette *et al.*, 2003), confirmant ainsi les résultats de Cianzio et collaborateurs (1985). De même, Barnola et collaborateurs (2005) ont mis en évidence, chez des taurillons de différentes races, une corrélation positive entre le niveau de l'ARNm de la A-FABP du muscle *Longissimus thoracis* et son contenu en graisse intramusculaire, la variabilité du niveau d'expression de la A-FABP expliquant ainsi 42 % de la variabilité totale du contenu en triacylglycérols intramusculaires. Cependant, au sein d'une même race, aucune corrélation n'a pu être identifiée. L'expression de la A-FABP pourrait donc constituer un indicateur de la capacité des taurillons à déposer du gras intramusculaire entre races, mais pas au sein d'une même race (Barnola *et al.*, 2005).

4.3. Synthèse *de novo*

1) Substrats de la lipogenèse

Chez le ruminant, il existe 3 types de substrats disponibles pour la lipogenèse *de novo* : le glucose, le lactate et l'acétate. Les adipocytes intramusculaires semblent utiliser préférentiellement le glucose comme précurseur pour la synthèse lipidique, alors que les tissus adipeux sous-cutanés montrent une préférence pour l'acétate (figure 2) (Smith et Crouse, 1984 ; Hocquette *et al.*, 2005b). Smith et Crouse (1984) ont ainsi montré que l'acétate procurait 70 à 80 % des unités acétyles pour la synthèse des acides gras dans le tissu adipeux sous-cutané, alors que sa contribution au niveau du tissu adipeux intramusculaire n'était que de 10 à 26 %, le lactate fournissant quant à lui approximativement le même pourcentage d'unités acétyles pour les 2 sites. Bien que ces observations n'aient pas été reproduites (Lee *et al.*, 2000), une étude récente conforte les résultats de Smith et Crouse (1984). Hocquette et collaborateurs (2005b) ont en effet montré que le niveau d'expression de la GLUT4 ainsi que les activités de la PFK et de l'ATP citrate lyase étaient plus élevées au sein du tissu adipeux intramusculaire que dans le tissu adipeux sous-cutané, indiquant ainsi un plus grand potentiel de synthèse de l'acétyl-CoA à partir du glucose et suggérant donc une plus grande capacité à synthétiser les acides gras à partir du glucose. Par ailleurs, le tissu adipeux mésentérique utiliserait également préférentiellement l'acétate et non pas le glucose pour la synthèse de ses acides gras (Hanson et Ballard, 1967).

Ces différences métaboliques ont potentiellement des conséquences importantes en productions animales. En effet, elles suggèrent que la disponibilité du glucose pourrait influencer la répartition de la graisse entre les différents sites de dépôt, ce qui signifie une possible manipulation des dépôts de gras dans l'organisme (Pethick et Dunshea, 1996). Ceci relève d'un intérêt particulier à l'heure actuelle où, chez le bovin notamment, la sélection en faveur d'un développement musculaire de plus en plus important a entraîné une diminution de la teneur en lipides intramusculaires (Hocquette *et al.*, 2000), puisque adiposité de la carcasse et lipides intramusculaires varient conjointement (Robelin et Casteilla, 1990 ; Cuvelier *et al.*, 2005c). Ainsi, il pourrait être suggéré d'utiliser des régimes qui orientent les fermentations ruminales vers la production de propionate (presque intégralement transformé en glucose au niveau hépatique) et/ou qui favorisent la digestion de l'amidon au niveau de l'intestin grêle. De telles rations améliorent la disponibilité du glucose et pourraient ainsi augmenter préférentiellement la synthèse d'acides gras dans le tissu musculaire (Pethick *et al.*, 2004).

2) Enzymes clefs de la lipogenèse

De nombreuses enzymes sont impliquées soit dans la lipogenèse *de novo* (*cfr. supra*), soit dans l'estérification des acides gras pour la synthèse des triacylglycérols. Plusieurs d'entre elles ont fait l'objet de mesures d'activité et/ou de niveau d'expression. Pour la voie de la lipogenèse *de novo*, il s'agit de l'ATP citrate lyase, l'acétyl-CoA carboxylase, l'enzyme malique, l'acide gras synthase

(complexe multienzymatique catalysant la synthèse des acides gras à partir du malonyl-CoA ou de l'acétyl-CoA) et la glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6PDH, enzyme cytoplasmique catalysant l'étape d'engagement du glucose-6-phosphate dans la voie des pentoses pour la production du NADPH) (figure 1) (Bonnet *et al.*, 2003 ; Raisonnier *et al.*, 2004 ; Bonnet *et al.*, 2005 ; Hocquette *et al.*, 2005b). Pour la voie de l'estérification des acides gras, il s'agit de la glycérol-3-phosphate déshydrogénase (enzyme catalysant la réduction du phosphodihydroxyacétone — triose-phosphate intermédiaire de la glycolyse — en glycérol-3-phosphate) (figure 1) (Bonnet *et al.*, 2003 ; Raisonnier *et al.*, 2004). Certaines de ces enzymes ont montré des niveaux d'activité et/ou d'expression sensiblement différents entre muscles glycolytiques ou oxydatifs et/ou entre génotypes différents (races à niveau de persillé élevé ou faible) (Bonnet *et al.*, 2003 ; 2005 ; Hocquette *et al.*, 2005b). Cependant, jusqu'à présent, aucune relation n'a pu être démontrée entre le niveau d'activité ou d'expression de ces enzymes et le contenu en graisse intramusculaire, à l'exception de la G6PDH. Dans une étude récente, Bonnet et collaborateurs (2005) ont en effet montré que l'activité de la G6PDH au sein des muscles *Longissimus thoracis*, *Rectus abdominis* et *Semitendinosus* était 2 à 4,6 fois plus faible chez des bœufs Limousin (faible niveau de persillé) par rapport à des Angus et des croisés Angus x Noire Japonaise (niveau de persillé élevé), et que le niveau d'activité de l'enzyme était lié à la variabilité du gras intramusculaire, suggérant ainsi que la G6PDH pouvait jouer un rôle dans l'expression du gras intramusculaire chez le bovin. Par ailleurs, au cours de cette même étude, Bonnet et collaborateurs (2005) ont identifié un second facteur, le degré d'expression de la leptine au sein du muscle, pouvant également expliquer la variabilité du persillé de la viande bovine. La leptine est une hormone protéique produite principalement par le tissu adipeux et sécrétée dans le sang. Un de ses rôles principaux est d'informer l'organisme sur le niveau de ses réserves lipidiques. Ainsi, l'accroissement de la taille des adipocytes augmente la synthèse de leptine et la leptinémie, ce qui a notamment pour effet de diminuer l'appétit, d'accroître les dépenses énergétiques et de modifier les taux circulants d'hormones (insuline, glucocorticoïdes...), avec pour conséquences une moindre disponibilité des nutriments pour le tissu adipeux et une diminution de la lipogenèse et de la synthèse de leptine et/ou une augmentation de la lipolyse (Chilliard *et al.*, 1999). Le niveau d'expression de la leptine au sein du muscle *Longissimus thoracis* serait ainsi 6 fois moins élevé chez des bœufs Limousin par rapport à des Angus ou des croisés Angus x Noire Japonaise, et ces différences seraient liées à la variabilité du gras intramusculaire (Bonnet *et al.*, 2005).

4.4. Oxydation des acides gras

Parmi les différentes enzymes impliquées dans la voie de l'oxydation des acides gras, certaines d'entre elles constituent des marqueurs du métabolisme oxydatif, telles que la COX, la CS, l'ICDH et la β -HADH (*cfr. supra*). Les muscles de type oxydatif sont caractérisés par un dépôt de gras plus important que les muscles de type glycolytique. Une telle observation est, à première vue, assez surprenante,

puisque le catabolisme des acides gras devrait limiter leur dépôt. Il semblerait qu'en réalité un turnover élevé des acides gras, caractéristique des muscles oxydatifs, favorise leur dépôt. De plus, parmi les différents marqueurs du métabolisme oxydatif, l'activité de la COX (et de l'ICDH dans une moindre mesure) est la mieux corrélée avec le contenu en graisse intramusculaire (Hocquette *et al.*, 2003). Ces résultats ont été confirmés récemment par Barnola et collaborateurs (2005) qui ont montré, dans une étude portant sur 3 muscles et 3 races de taurillons, que le contenu en graisse intramusculaire était lié à l'activité de la COX lorsque les 3 races étaient considérées ensemble. En revanche, aucune relation n'a pu être démontrée au sein d'une même race. La variabilité de l'activité de la COX expliquerait ainsi 47 % de la variabilité totale du contenu en graisse intramusculaire. L'activité de la COX pourrait donc être un indicateur de la capacité des taurillons à déposer du gras intramusculaire, étant donné qu'il diffère entre races à viande maigre et races à viande grasse (Barnola *et al.*, 2005).

5. Conclusion

Le métabolisme énergétique des muscles squelettiques du ruminant repose principalement sur l'utilisation des acides gras volatils, des corps cétoniques et du glucose. Ce dernier substrat constituerait pour le tissu adipeux intramusculaire un précurseur carboné de choix pour la lipogenèse *de novo*, à l'opposé des autres sites adipeux, qui utilisent préférentiellement l'acétate. Les AGNE et les triacylglycérols plasmatiques, présents en concentrations relativement faibles, sont quant à eux des substrats énergétiques d'importance secondaire. Les différentes voies métaboliques empruntées dans le métabolisme énergétique sont conditionnées par la nature des fibres musculaires. Ainsi, sur base de l'activité de certaines enzymes clefs du métabolisme et de leur vitesse de contraction, il est possible de classer les fibres en 3 catégories métaboliques : oxydatives, glycolytiques ou oxydo-glycolytiques et en 2 types contractiles : rapide ou lent. Les relations entre le métabolisme énergétique musculaire et la composition chimique du muscle, plus particulièrement sa teneur en lipides, sont complexes et n'ont pas encore été complètement élucidées. Toutefois, quelques grandes tendances ont pu être dégagées. Ainsi, un muscle plus glycolytique présente une meilleure utilisation du glucose, un turnover en acides gras plus faible et des teneurs en lipides intramusculaires réduites. Ces caractéristiques auront des répercussions en terme de qualité de viande. La compréhension de ces phénomènes relève donc d'un intérêt majeur.

6. Références

ASHMORE C.R., DOERR L. Comparative aspects of muscle fiber types in different species. *Exp. Neurol.*, 1971, **31**, 408-418.

BARNOLA I., HOCQUETTE J.F., CASSAR-MALEK I., JURIE C., GENTES G., CABARAUX J.F., CUVELIER C., ISTASSE L., DUFRASNE I. Adipocyte fatty acid-binding protein expression and mitochondrial activity as indicators of intramuscular fat content in young bulls. In : Hocquette J.F., Gigli S. (Eds.), Indicators of milk and beef quality. EAAP Publication 112. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, 2005, 419-424.

BATJOENS P., VAN HOOFF J., VEREECKE D. De invloed van de spiervezelsamenstelling op enkele vleeskwaliteitskenmerken bij jonge stieren. *Vlaam. Diergeneesk. Tijdschr.*, 1990, **59**, 84-89.

BELL A.W., THOMPSON G.E. Free fatty acid oxidation in bovine muscle in vivo : effects of cold exposure and feeding. *Am. J. Physiol.*, 1979, **237**, E309-E315.

BELL A.W. Lipid metabolism in liver and selected tissues and in the whole body of ruminant animals. *Prog. Lipid Res.*, 1980, **18**, 117-164.

BOISCLAIR Y.R., BELL A.W., DUNSHEA F.R., HARKINS M., BAUMAN D.E. Evaluation of the arteriovenous difference technique to simultaneously estimate protein synthesis and degradation in the hindlimb of fed and chronically underfed steers. *J. Nutr.*, 1993, **123**, 1076-1088.

BOISCLAIR Y.R., BAUMAN D.E., BELL A.W., DUNSHEA F.R., HARKINS M. Nutrient utilization and protein turnover in the hindlimb of cattle treated with bovine somatotropin. *J. Nutr.*, 1994, **124**, 664-673.

BONNET M., FAULCONNIER Y., HOCQUETTE J.F., LEROUX C., BOULESTEIX P., CHILLIARD Y., PETHICK D.W. Lipogenesis in subcutaneous adipose tissue and in oxidative or glycolytic muscles from Angus, Black Japanese x Angus and Limousin steers. In : Souffrant W.B., Metges C.C. (Eds.), Progress in research on energy and protein metabolism. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, 2003, 469-472.

BONNET M., FAULCONNIER Y., LEROUX C., JURIE C., CASSAR-MALEK I., BAUCHART D., BOULESTEIX P., PETHICK D.W., HOCQUETTE J.F., CHILLIARD Y. Glucose-6-phosphate dehydrogenase and leptin are linked to marbling differences between Limousin and Angus or Japanese Black x Angus steers. In : Proceedings of the 56th Annual Meeting of the European Association for Animal Production. Wageningen Academic Publishers : Uppsala, 5-8 June 2005, 257.

BRADY P.S., RAMSAY R.R., BRADY L.J. Regulation of the long-chain carnitine acyltransferases. *FASEB J.*, 1993, **7**, 1039-1044.

BRANDSTETTER A.M., SAUERWEIN H., VEERKAMP J.H., GEAY Y., HOCQUETTE J.F. Effects of muscle type, castration, age and growth rate on H-FABP expression in bovine skeletal muscle. *Livest. Prod. Sci.*, 2002, **75**, 199-208.

BRINDLE N.P., ZAMMIT V.A., POGSON C.I. Regulation of carnitine palmitoyltransferase activity by malonyl-CoA in mitochondria from sheep liver, a tissue with a low capacity for fatty acid synthesis. *Biochem. J.*, 1985, **232**, 177-182.

BROOKE M.H., KAISER K.K. Muscle fiber types : how many and what kind ? *Arch. Neurol.*, 1970, **23**, 369-379.

CASSAR-MALEK I., LISTRAT A., PICARD B. Contrôle hormonal des caractéristiques des fibres musculaires après la naissance. *Prod. Anim.*, 1998, **11**, 365-377.

CHILLIARD Y., BOCQUIER F., DELAVAUD C., FAULCONNIER Y., BONNET M., GUERREMILLO M., MARTIN P., FERLAY A. La leptine chez le ruminant. Facteurs de variation physiologiques et nutritionnels. *Prod. Anim.*, 1999, **12**, 225-237.

CIANZIO D.S., TOPEL D.G., WHITEHURST G.B., BEITZ D.C., SELF H.L. Adipose tissue growth and cellularity : changes in bovine adipocyte and number. *J. Anim. Sci.*, 1985, **60**, 970-976.

CORTRIGHT R.N., MUOIO D.M., DOHM G.L. Skeletal muscle lipid metabolism : a frontier for new insights into fuel homeostasis. *J. Nutr. Biochem.*, 1997, **8**, 228-245.

CUVELIER C., CABARAUX J.-F., DUFRASNE I., ISTASSE L., HORNICK J.-L. Production, digestion et absorption des acides gras chez le ruminant. *Ann. Med. Vet.*, 2005a, **149**, 49-59.

CUVELIER C., CABARAUX J.-F., DUFRASNE I., ISTASSE L., HORNICK J.-L. Transport sanguin et métabolisme hépatique des acides gras chez le ruminant. *Ann. Med. Vet.*, 2005b, **149**, 117-131.

CUVELIER C., DOTREPPE O., CABARAUX J.-F., DUFRASNE I., ISTASSE L., HORNICK J.-L. Influence of breed, diet and muscle on the fatty acid content in meat from young finished bulls. In : Hocquette J.F., Gigli S. (Eds.), Indicators of milk and beef quality. EAAP Publication 112. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, 2005c, 409-418.

DAGENAIS G.R., TANCREDI R.G., ZIERLER K.L. Free fatty acid oxidation by forearm muscle at rest, and evidence for an intramuscular lipid pool in the human forearm. *J. Clin. Invest.*, 1976, **58**, 421-431.

DRACKLEY J.K. Lipid metabolism. In : D'Mello J.P.F. (Ed.), *Farm Animal Metabolism and Nutrition*. CAB International : Wallingford, 2000, 97-119.

DUNSHEA F.R., BOISCLAIR Y.R., BAUMAN D.E., BELL A.W. Effects of bovine somatotropin and insulin on whole-body and hindlimb glucose metabolism in growing steers. *J. Anim. Sci.*, 1995, **73**, 2263-2271.

FAERGEMAN N.J., KNUDSEN J. Role of long-chain fatty acyl-CoA esters in the regulation of metabolism and in cell signalling. *Biochem. J.*, 1997, **323**, 1-12.

FAULCONNIER Y., BONNET M., FLECHET J., BOCQUIER F., CHILLIARD Y. Nutritional regulation of lipoprotein lipase activity in bovine adipose tissues and muscles. *Proc. Nutr. Soc.*, 1999, **58**, 109A.

GONDRET F., HOCQUETTE J.F., HERPIN P. Teneur en lipides intramusculaires chez le lapin en finition : contribution relative des différentes voies métaboliques des tissus musculaires. *World Rabbit Sci.*, 2001, **9**, 8.

HANSON R.W., BALLARD F.J. The relative significance of acetate and glucose as precursors for lipid synthesis in liver and adipose tissue from ruminants. *Biochem. J.*, 1967, **105**, 529-536.

HENNEN G. Biochimie 1^{er} cycle. Dunod : Paris, 1995, 436 p.

HOCQUETTE J.F., BORNES F., BALAGE M., FERRE P., GRIZARD J., VERMOREL M. Glucose-transporter (GLUT4) protein content in oxidative and glycolytic skeletal muscles from calf and goat. *Biochem. J.*, 1995, **305**, 465-470.

HOCQUETTE J.F., BALAGE M., FERRE P. Facilitative glucose transporters in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.*, 1996a, **55**, 221-236.

HOCQUETTE J.F., PICARD B., FERNANDEZ X. Le métabolisme énergétique musculaire au cours de la croissance et après l'abattage de l'animal. *Viandes Prod. Carnés*, 1996b, **17**, 217-230.

HOCQUETTE J.F., CASTIGLIA-DELAUVAUD C., GRAULET B., FERRE P., PICARD B., VERMOREL M. Weaning marginally affects glucose transporter (GLUT4) expression in calf muscles and adipose tissues. *Br. J. Nutr.*, 1997, **78**, 251-271.

HOCQUETTE J.F., GRAULET B., OLIVECRONA T. Lipoprotein lipase activity and mRNA levels in bovine tissues. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 1998a, **121**, 201-212.

HOCQUETTE J.F., ORTIGUES-MARTY I., PETHICK D., HERPIN P., FERNANDEZ X. Nutritional and hormonal regulation of energy metabolism in skeletal muscles of meat-producing animals. *Livest. Prod. Sci.*, 1998b, **56**, 115-143.

HOCQUETTE J.F., BAUCHART D. Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1999, **39**, 27-48.

HOCQUETTE J.F., ORTIGUES-MARTY I., DAMON M., HERPIN P., GEAY Y. Métabolisme énergétique des muscles squelettiques chez les animaux producteurs de viande. *Prod. Anim.*, 2000, **13**, 185-200.

HOCQUETTE J.F., PICARD B., TRILLAT G., NORMAND J., BOISSY A., CULIOLI J. Relations entre caractéristiques des fibres musculaires et indicateurs de qualité de la viande dans le cas du muscle *Longissimus thoracis* de taurillons limousins. In : 8^e *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*, Paris, France, 5-6 décembre 2001. Institut National de la Recherche Agronomique : Paris, 2001, 53-56.

HOCQUETTE J.F., JURIE C., UEDA Y., BOULESTEIX P., BAUCHART D., PETHICK D.W. The relationship between muscle metabolic pathways and marbling of beef. In : Souffrant W.B., Metges C.C. (Eds.), *Progress in research on energy and protein metabolism*. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, 2003, 513-516.

HOCQUETTE J.F., CASSAR-MALEK I., LISTRAT A., JURIE C., JAILLER R., PICARD B. Evolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande. I. Vers une meilleure connaissance de la biologie musculaire. *Cah. Agric.*, 2005a, **14**, 283-289.

HOCQUETTE J.F., JURIE C., BONNET M., PETHICK D.W. Bovine intramuscular adipose tissue has a higher potential for fatty acid synthesis from glucose than subcutaneous adipose tissue. In : *Proceedings of the 56th Annual Meeting of the European Association for Animal Production*. Wageningen Academic Publishers : Uppsala, 5-8 June 2005b, 248.

JACKSON H.D., BLACK A.L., MOLLER F. Turnover of plasma palmitate in fed and fasted lactating cows. *J. Dairy Sci.*, 1968, **51**, 1625-1632.

KARLSTROM K., ESSEN-GUSTAVSSON B., LINDHOLM A. Fibre type distribution, capillarization and enzymatic profile of locomotor and nonlocomotor muscles of horses and steers. *Acta Anat.*, 1994, **151**, 97-106.

KIM J.-Y., KOVES T.R., YU G.-S., GULICK T., CORTRIGHT R.N., DOHM G.L., MUOIO D.M. Evidence of a malonyl-CoA-insensitive carnitine palmitoyltransferase I activity in red skeletal muscle. *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.*, 2002, **282**, E1014-E1022.

KOUNDAKJIAN P.P., SNOSWELL A.M. Ketone body and fatty acid metabolism in sheep tissues. *Biochem. J.*, 1970, **119**, 49-57.

KOVES T.R., NOLAND R.C., BATES A.L., HENES S.T., MUOIO D.M., CORTRIGHT R.N. Subsarcolemmal and intermyofibrillar mitochondria play distinct roles in regulating skeletal muscle fatty acid metabolism. *Am. J. Physiol., Cell Physiol.*, 2005, **288**, 1074-1082.

LEE S.C., LEE H.J., KIM D.W., PARK J.G., HAN I.K. Effects of carbon precursors and hormones on the lipogenesis and lipolysis of Hanwoo cattle adipose tissues. *Asian-australas. J. Anim. Sci.*, 2000, **13**, 300-306.

MCCULLAGH K.J.A., POOLE R.C., HALESTRAP A.P., O'BRIEN M., BONEN A. Role of the lactate transporter (MCT1) in skeletal muscles. *Am. J. Physiol.*, 1996, **271**, E143-E150.

MCGARRY J.D., MILLS S.E., LONG C.S., FOSTER D.W. Observations on the affinity for carnitine, and malonyl-Co A sensitivity, of carnitine palmitoyltransferase I in animal and human tissues. *Biochem. J.*, 1983, **214**, 21-28.

MCGARRY J.D., BROWN N.F. The mitochondrial carnitine palmitoyltransferase system. From concept to molecular analysis. *Eur. J. Biochem.*, 1997, **244**, 1-14.

MOORE K.K., EKEREN P.A., LUNT D.K., SMITH S.B. Relationship between fatty acid-binding protein activity and marbling scores in bovine *Longissimus* muscle. *J. Anim. Sci.*, 1991, **69**, 1515-1521.

PETER J.B., BARNARD R.J., EDGERTON V.R., GILLEPSIE C.A., STEMPEL K.E. Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, 1972, **11**, 2627-2633.

PETHICK D.W., LINDSAY D.B., BARKER P.J., NORTHROP A.J. Acetate supply and utilization by the tissues of sheep in vivo. *Br. J. Nutr.*, 1981, **46**, 97-110.

PETHICK D.W., LINDSAY D.B., BARKER P.J., NORTHROP A.J. The metabolism of circulating non-esterified fatty acids by the whole animal, hind-limb muscle and uterus of pregnant ewes. *Br. J. Nutr.*, 1983, **49**, 129-143.

PETHICK D.W. Energy metabolism of skeletal muscle. In : Gawthorne J.M., Baker S.K., Mackintosh J.B., Purser D.B. (Eds.), *Ruminant physiology : concepts and consequences*. University of Western Australia : Perth, 1984, 277-287.

PETHICK D.W., HARMAN N., CHONG J.K. Non-esterified long-chain fatty acid metabolism in fed sheep at rest and during exercise. *Aust. J. Biol. Sci.*, 1987, **40**, 221-234.

PETHICK D.W., DUNSHEA F.R. Fat metabolism and turnover. In : Forbes J.M., France J. (Eds.), *Quantitative aspects of ruminant digestion and metabolism*. CAB International : Wallingford, 1993, 291-311.

PETHICK D.W., DUNSHEA F.R. The partitioning of fat in farm animals. *Proc. Nutr. Soc. Austr.*, 1996, **20**, 3-13.

PETHICK D.W., HARPER G.S., ODDY V.H. Growth, development and nutritional manipulation of marbling in cattle: a review. *Austr. J. Exp. Agric.*, 2004, **44**, 705-715.

PETTE D., STARON R.S. Cellular and molecular diversities of mammalian skeletal muscle fibers. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.*, 1990, **116**, 1-76.

PICARD B., DURIS M.P., JURIE C. Classification of bovine muscle fibres by different histochemical techniques. *Histochem. J.*, 1998, **30**, 473-479.

PICARD B., JURIE C., CASSAR-MALEK I., HOCQUETTE J.-F. Typologie et ontogénèse des fibres musculaires chez le bovin. *INRA Prod. Anim.*, 2003a, **16**, 125-131.

PICARD B., JURIE C., CASSAR-MALEK I., HOCQUETTE J.-F., LEFAUCHEUR L., BERRI C., DUCLOS M.J., ALAMI-DURANTE H., RESCAN P.Y. Typologie et ontogénèse des fibres musculaires chez différentes espèces d'intérêt agronomique. *INRA Prod. Anim.*, 2003b, **16**, 117-123.

PIOT C., HOCQUETTE J.F., HERPIN P., VEERKAMP J.H., BAUCHART D. Dietary coconut oil affects more lipoprotein lipase activity than the mitochondria oxidative capacities in muscles of preruminant calves. *J. Nutr. Biochem.*, 2000, **11**, 231-238.

RAISONNIER A., KOTTLER M.L., WRIGHT F. Réserves énergétiques. [en ligne] (mise à jour : 21/01/2004) Adresse URL : <http://www.chups.jussieu.fr/polys/biochimie/REbioch/rebioch.pdf>. Consulté le 20/06/2005.

ROBELIN J., CASTEILLA L. Différenciation, croissance et développement du tissu adipeux. *Prod. Anim.*, 1990, **3**, 243-252.

SMITH S.B., CROUSE J.D. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. *J. Nutr.*, 1984, **114**, 792-800.

SMITH S.B., EKEREN P.A., SANDERS J.O. Fatty acid-binding protein activities in bovine muscle, liver and adipose tissue. *J. Nutr.*, 1985, **115**, 1535-1539.

SPRIET L.L., HEIGENHAUSER G.J.F., JONES N.L. Endogenous triacylglycerol utilization by rat skeletal muscle during tetanic stimulation. *J. Appl. Physiol.*, 1986, **60**, 410-415.

SWATLAND H.J. Growth-related changes in the intracellular distribution of succinate dehydrogenase activity in turkey muscle. *Growth*, 1985, **49**, 409-416.

TALMANT A., MONIN G., BRIAND M., DADET M., BRIAND Y. Activities of metabolic and contractile enzymes in 18 bovine muscles. *Meat Sci.*, 1986, **18**, 23-40.

VEERKAMP J.H. Fatty acid transport and fatty acid-binding proteins. *Proc. Nutr. Soc.*, 1995, **54**, 23-37.

WEGNER J., ALBRECHT E., FIEDLER I., TEUSCHER F., PAPSTEIN H.-J., ENDER K. Growth- and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. *J. Anim. Sci.*, 2000, **78**, 1485-1496.

ZAMMIT V.A. Carnitine acyltransferases : functional significance of subcellular distribution and membrane topology. *Progr. Lipid Res.*, 1999, **38**, 199-224.

Tableau I: Classification des différents types de fibres musculaires chez les mammifères selon différents auteurs

Auteur	Type de fibres ¹		
Brooke et Kaiser, 1970	I	IIA	IIB
Ashmore et Doerr, 1971	β R	α R	α W
Peter <i>et al.</i> , 1972	SO	FOG	FG

¹ R : *red* (rouge) ; W : *white* (blanche) ; SO : *slow oxidative* (lente oxydative) ; FOG : *fast oxido-glycolytic* (rapide oxydo-glycolytique) ; FG : *fast glycolytic* (rapide glycolytique).

Tableau II : Les différents types de fibres musculaires et leurs caractéristiques analysées par une combinaison du type contractile révélé à l'aide d'anticorps anti chaînes lourdes de myosine (MyHC, *Myosin Heavy Chain*) et du type métabolique révélé par l'activité de la succinate déshydrogénase (d'après Picard *et al.*, 2003b)

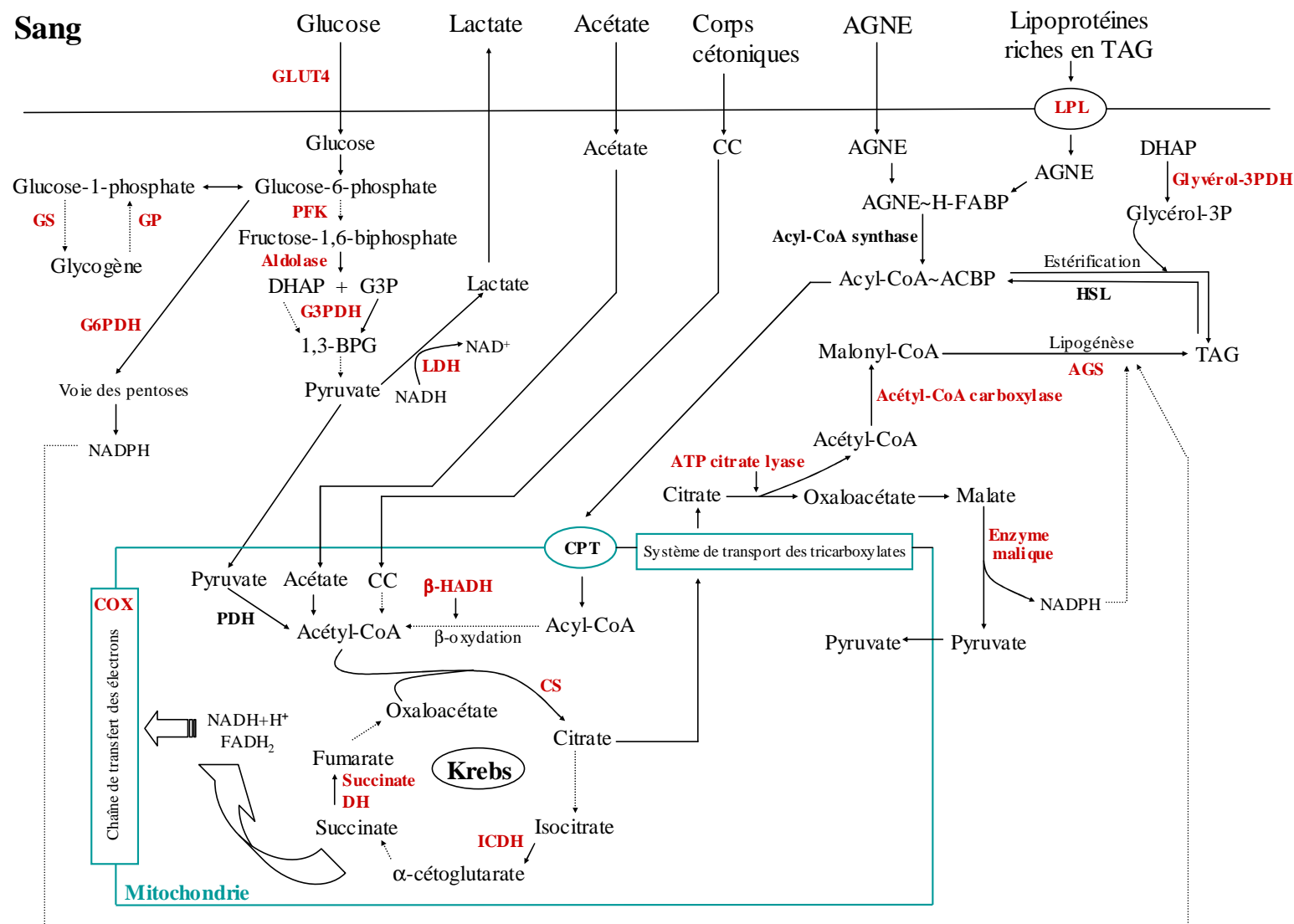
Type de fibres	I	IIA	IIX	IIB
Contraction	Lente	Rapide	Rapide	Rapide
Isoforme de MyHC	I	Ila	Iix	Iib
Activité ATPasique	Faible	Forte	Forte	Forte
Métabolisme	Oxydatif	Oxydo-glycolytique	Oxydo-glycolytique à glycolytique	Glycolytique
Nombre de mitochondries	+++	++	+	+

Tableau III : Concentration sanguine (mmole/l) et contribution maximale au métabolisme oxydatif de différents métabolites dans le muscle squelettique (%) chez le mouton à l'entretien et chez l'homme (d'après Pethick, 1984)

Métabolite	Mouton		Homme	
	Concentration artérielle	Contribution à l'oxydation	Concentration artérielle	Contribution à l'oxydation
	(mmole/l)	(%)	(mmole/l)	(%)
Glucose	2,95 - 3,81	30 - 57	4,2 - 4,8	10 - 30
Acétate	1,2	30 - 40	0,17	ND ¹
Corps cétoniques	0,35	15	0,17	2 - 10
Acides gras à longue chaîne non estérifiés	0,06	5	0,6 - 0,7	70 - 110

¹ ND : non déterminé

Figure 1 : Principales voies du métabolisme énergétique musculaire



Cellule musculaire

GLUT4 : isoforme 4 du transporteur du glucose ; PFK : phosphofructokinase ; G3PDH : glyceraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase ; LDH : lactate déshydrogénase ; GS : glycogène synthétase ; GP : glycogène phosphorylase ; G6PDH : glucose-6-phosphate déshydrogénase ; PDH : pyruvate déshydrogénase ; CS : citrate synthase ; ICDH : isocitrate déshydrogénase ; Succinate DH : Succinate déshydrogénase ; COX : cytochrome-*c* oxydase ; ATP citrate lyase : adénosine triphosphate citrate lyase ; AGS : acide gras synthase ; CPT : carnitine palmitoyl-transférase ; β -HADH : β -hydroxyacyl-CoA déshydrogénase ; LPL : lipoprotéine lipase ; glycérol-3PDH : glycérol-3-phosphate déshydrogénase ; HSL : *Hormone-Sensitive Lipase* (lipase hormone dépendante) ; CoA : coenzyme A ; DHAP : dihydroxyacétone phosphate ; G3P : glyceraldéhyde-3-phosphate ; 1,3-BPG : 1,3-biphosphoglycérate ; NAD : nicotinamide adénine dinucléotide ; NADH : NAD hydrogéné ; NADPH : NAD phosphate ; FADH : flavine adénine dinucléotide hydrogéné ; TAG : triacylglycérol ; CC : corps cétoniques ; AGNE : acide gras non estérifié ; H-FABP : *heart-fatty acid binding protein* (isoforme musculaire de la protéine de liaison des acides gras) ; ACBP : *acyl-CoA binding protein* (protéine de liaison des acyl-CoA) ; Glycérol-3P : glycérol-3-phosphate.

Figure 2 : Contribution relative des précurseurs carbonés pour la synthèse des acides gras dans le tissu adipeux de boeuf Angus de 18 mois (% \pm SD) (d'après Pethick et Dunshea, 1996, *via* les données de Smith et Crouse, 1984)

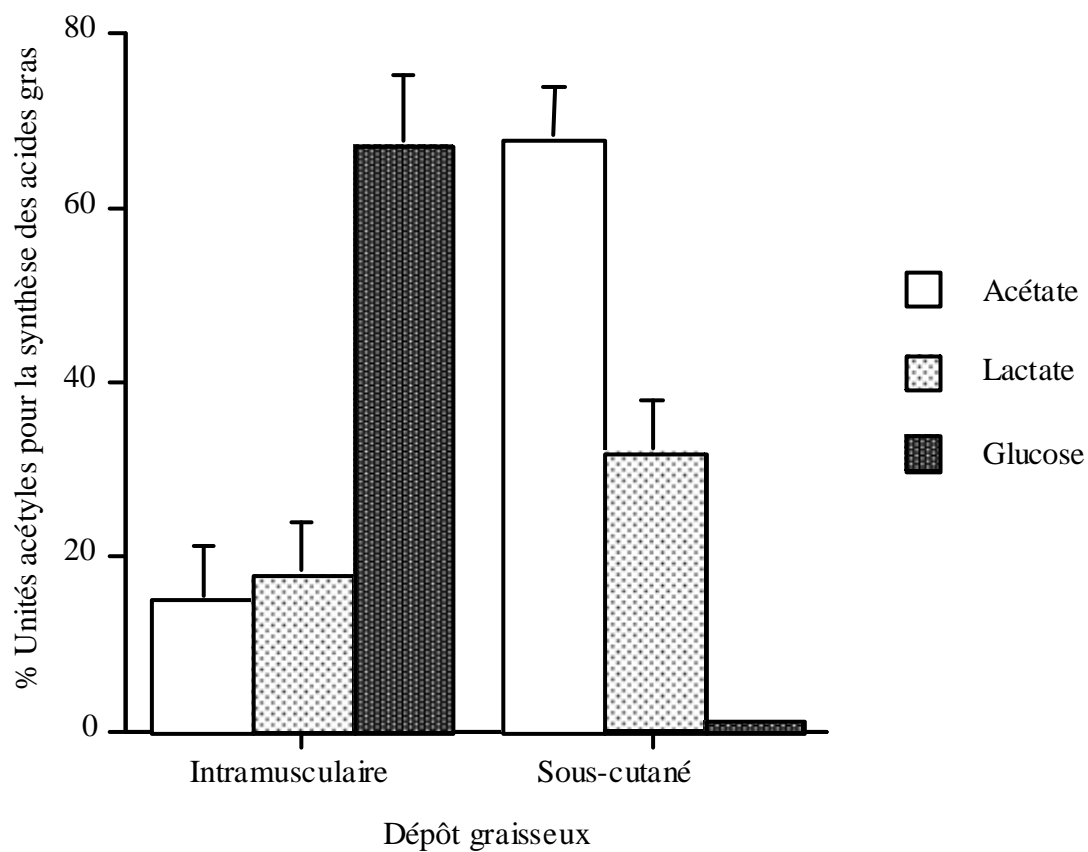
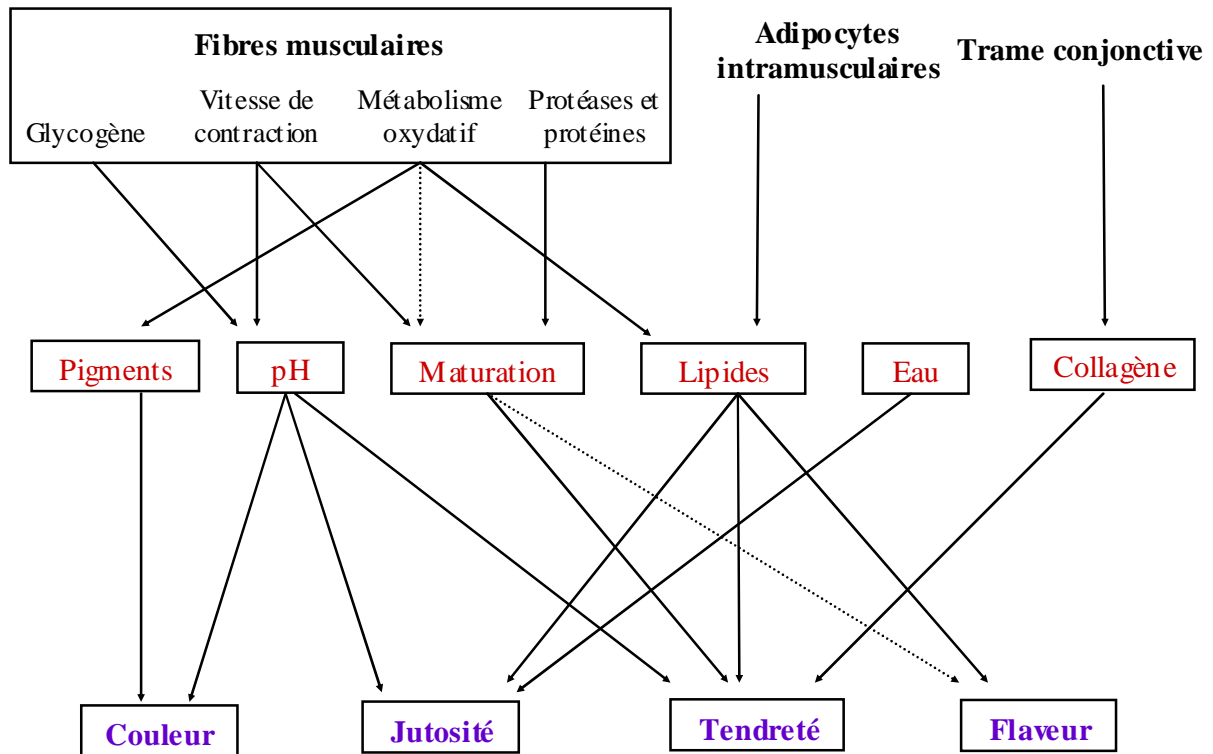


Figure 3 : Contribution des caractéristiques musculaires à la qualité sensorielle de la viande (couleur, jutosité, tendreté et flaveur) (Hocquette *et al.*, 2005a)



Deuxième partie :

Expérimentation

Deuxième partie : Expérimentation

I. Introduction

En Belgique, en 2004, la viande bovine a été produite principalement par les vaches de réforme, les veaux et les taurillons, contribuant respectivement à 40, 35 et 24 % du nombre total des carcasses soumises à l'expertise et déclarées propres à la consommation. Exprimées en masse totale des carcasses produites, les données correspondantes sont de 48, 17 et 32 % (Service Public Fédéral Economie, P.M.E., Classes Moyennes et Energie, 2005). Les taurillons constituent ainsi une part importante de l'approvisionnement en viande bovine belge. Au sein de cette dernière catégorie d'animaux, le Blanc Bleu Belge, et plus particulièrement le type culard, se place en tête des différentes races représentées.

Sélectionnée à partir des années 50 pour sa tendance à l'hypertrophie musculaire, la race Blanc Bleu Belge, connue alors sous la dénomination de race de Moyenne et Haute Belgique, est passée en une vingtaine d'années du type mixte au type viandeux. La fixation rapide du caractère culard a été rendue possible par une sélection sévère exercée sur base des performances zootechniques et de la composition de la carcasse (Clinquart *et al.*, 1998). Le Blanc Bleu Belge culard se distingue ainsi notamment par un développement musculaire exceptionnel et un rendement à l'abattage élevé.

En Belgique, la finition des taurillons est réalisée en conditions d'élevage intensif, avec des rations denses en énergie à base d'ensilage de maïs ou de pulpes de betteraves, complémentées par des concentrés tels que des tourteaux, des céréales ou des sous-produits de céréales. Ailleurs, des systèmes d'engraissement moins intensifs peuvent se rencontrer, davantage de fourrages étant alors inclus dans la ration.

Il existe, dans la littérature, de nombreuses données décrivant les caractéristiques d'animaux croisés (par exemple, voir le Cycle VII of the Germplasm Evaluation Program, rapporté par Wheeler *et al.*, 2005) ou de race pure. Ces données se rapportent notamment aux caractéristiques zootechniques, à la composition de la carcasse, à la qualité de viande ou au profil en acides gras de la viande. La diversité des schémas expérimentaux rend cependant toute comparaison d'une étude à une autre relativement difficile. Ces paramètres sont en effet largement influencés par les différents modes de management. Une finition à l'herbe, la proportion de fourrages inclus dans la ration, la nature des concentrés

distribués, l'âge des animaux en début d'engraissement, la durée d'engraissement,... sont autant de facteurs pouvant affecter les résultats de la spéculation.

Une comparaison de différentes races de taurillons soumises aux mêmes conditions de finition est ainsi apparue comme une optique intéressante afin de mieux cerner et de mieux évaluer, dans un contexte belge, les caractéristiques du Blanc Bleu Belge culard par rapport à celles d'animaux d'autres races à viande. Deux races étrangères ont ainsi été sélectionnées, une race française, la Limousine, et une race britannique, l'Aberdeen Angus. Dans cette étude, des taurillons de races Blanc Bleu Belge, Limousin et Aberdeen Angus ont ainsi été engraisés selon le schéma intensif classiquement rencontré en Belgique.

Par ailleurs, la sélection en faveur d'un développement musculaire de plus en plus important a entraîné une diminution de la teneur en graisse intramusculaire des animaux. Pour de nombreux consommateurs, la viande issue de ces animaux apparaît ainsi comme une viande manquant de goût.

Des études ont suggéré que la disponibilité du glucose pouvait influencer la répartition des compartiments adipeux chez le bovin, ce qui laisserait envisager une possible manipulation des dépôts de gras dans l'organisme par le biais de l'alimentation (Pethick et Dunshea, 1996). Les adipocytes intramusculaires utiliseraient en effet préférentiellement le glucose comme précurseur pour la synthèse des acides gras à longue chaîne (Smith et Crouse, 1984 ; Hocquette *et al.*, 2005b), alors que les tissus adipeux sous-cutanés montreraient une préférence pour l'acétate (Smith et Crouse, 1984). Ces différences métaboliques suggèrent qu'une augmentation de la disponibilité du glucose pourrait favoriser la lipogenèse *de novo* au sein des adipocytes intramusculaires, et par conséquent augmenter le persillé de la viande (Pethick *et al.*, 2004).

La nature des produits issus des fermentations ruménales est largement influencée par les ingrédients présents dans la ration du ruminant. Les céréales génèrent en effet davantage de propionate, précurseur de glucose, alors que les pulpes séchées favorisent la production d'acétate (van Eenaeme *et al.*, 1990). Par ailleurs, certaines céréales, telles que le maïs, sont caractérisées par des teneurs importantes en amidon non dégradé au niveau du rumen subissant une digestion enzymatique intestinale à l'origine de la production de glucose. Dans ce contexte, deux régimes alimentaires aux schémas de fermentations ruménales différents ont été choisis : l'un à base de pulpes séchées et l'autre à base d'orge et de maïs.

L'expérimentation, réalisée dans le cadre de la subvention 2612/1/0 établie avec la Direction générale de l'Agriculture du Ministère de la Région Wallonne, a consisté en l'engraissement de taurillons de race Blanc Bleu Belge, Limousine et Aberdeen Angus à l'aide de rations concentrées à base de céréales ou de pulpes séchées. Six catégories de paramètres ont été mesurés : performances

zootechniques, données d'abattage et composition de la carcasse, composition chimique musculaire, caractéristiques métaboliques des fibres musculaires, profil musculaire en acides gras et qualité de la viande.

II. Récapitulatif du schéma expérimental

II.1. Animaux et management général

L'essai s'est déroulé à la Station Expérimentale de la Faculté de Médecine Vétérinaire de l'Université de Liège. Un total de 36 taurillons, âgés initialement de $12,8 \pm 1,5$ mois, ont été choisis : 12 BB sélectionnés sur le phénotype culard (BB), 12 Limousins (LIM) et 12 Aberdeen Angus (AA). Après regroupement, les animaux ont été soumis à une période de transition de six semaines, afin d'atténuer les différences individuelles issues des conduites antérieures et d'adapter les animaux à leur ration de croissance-engraissement. Durant cette période, les taurillons ont été maintenus en stabulation libre sur paille et ont reçu un régime riche en fourrages, constitués d'ensilage d'herbe et d'ensilage de maïs. Les animaux ont ensuite été répartis aléatoirement par race en deux groupes similaires pour débiter l'essai proprement dit.

Le premier groupe a reçu un régime concentré à base de pulpes séchées et le second un régime concentré à base de céréales. Les deux régimes ont été formulés de manière à fournir un haut niveau d'énergie et à apporter 160 g de protéines brutes par kg de matière sèche (MS). La composition et les caractéristiques des régimes sont présentées dans le tableau I. Les animaux ont été nourris une fois par jour le matin, en quantités adéquates pour leur permettre un accès *ad libitum* à leur régime respectif.

A la fin de la période de finition, les animaux ont été transportés, sans mise à jeûn, jusqu'à l'abattoir le plus proche. La période des abattages s'est déroulée sur un intervalle de temps de 35 jours, les taurillons étant abattus selon leur degré de gras, établi selon une échelle de cinq points (0 : très maigre, 5 : très gras) sur base de la palpation de la base de la queue, de la région lombaire et des côtes (Agabriel *et al.*, 1986). Les taurillons BB atteignant difficilement de hauts niveaux de gras, un niveau de 3 a été considéré comme le seuil nécessaire pour l'abattage. Les BB ont été utilisés comme références pour l'abattage, et les abattages des taurillons des deux autres races ont été synchronisés sur ceux des BB par degré dégressif de gras.

II.2. Description des paramètres étudiés

II.2.1. Performances zootechniques

Les performances zootechniques des animaux ont été calculées sur base de la mesure des ingestions journalières et de celle des poids vifs réalisée toutes les quatre semaines.

II.2.2. Données d'abattage et composition de la carcasse

A l'abattoir, le poids vif des animaux a été enregistré. Ceux-ci ont ensuite été étourdis puis saignés. La tête, les pieds, la peau, la queue et le cinquième quartier ont été successivement retirés. Les carcasses ont été classées selon la méthode de classement européenne, en appréciant la conformation (SEUROP) et l'état d'engraissement (1 à 5) (Anonyme, 1981 ; 1991a ; 1991b). Le poids de la carcasse chaude a été mesuré. Le rendement a été calculé sur base du ratio du poids de la carcasse chaude sur le poids d'abattage. Deux jours après l'abattage, un segment tricostal (côtes 7 à 9) a été prélevé du côté droit de l'animal. Il a été disséqué ultérieurement pour séparer la viande maigre, le gras, le tissu conjonctif et les os, afin d'estimer la composition de la carcasse selon la régression proposée par Martin et Torreele (1962).

II.2.3. Composition chimique musculaire

La composition chimique (matière organique, cendres, protéines brutes) du muscle *Longissimus thoracis* (LT) a été déterminée selon les méthodes officielles, après lyophilisation des échantillons (Association of Official Analytical Chemists, 1975).

La teneur en graisse intramusculaire a été déterminée au sein des muscles LT, *Semitendinosus* (ST) et *Rectus abdominis* (RA) sur base des contenus individuels en acides gras (*cfr. Infra*).

II.2.4. Caractéristiques métaboliques des fibres musculaires

Trente minutes après l'abattage, des échantillons de muscle LT, ST et RA ont été prélevés et plongés dans l'azote liquide pour analyses ultérieures. Ces dernières ont été réalisées par l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), au sein de l'Unité de Recherche sur les Herbivores de Theix (France).

- Les activités de la cytochrome-c oxydase (COX) (EC 1.9.3.1) et de la citrate synthase (CS) (EC 4.1.3.7), deux enzymes représentatives du métabolisme énergétique aérobie, ont été déterminées par spectrophotométrie, selon la méthode décrite par Piot et collaborateurs (1998). Les activités de la lactate déshydrogénase (LDH) (EC 1.1.1.2.7) et de la phosphofructokinase (PFK) (EC 2.7.1.11), deux enzymes représentatives du métabolisme de transformation anaérobie du glucose, ont été déterminées par spectrophotométrie, selon la méthode décrite par Ortigues-Marty et collaborateurs (2003). Une unité d'enzyme a été définie comme la quantité catalysant la disparition ou l'apparition de 1 μ mole de substrat, cofacteur ou produit, par minute et par g de tissu frais.

- L'activité de la lipoprotéine lipase (LPL) (EC 3.1.1.34), enzyme impliquée dans le captage intracellulaire des triacylglycérols plasmatiques, a été déterminée par marquage radioactif de son substrat, selon la méthode décrite par Hocquette et collaborateurs (2001a). L'activité de la LPL a été exprimée en nmole d'acides gras libérés par minute et par g de tissu frais.
- Le dosage de la *heart-fatty acid binding protein* (H-FABP), l'isoforme musculaire de la protéine de liaison des acides gras, a été réalisé par ELISA, selon la méthode décrite par Piot et collaborateurs (2000). La teneur en H-FABP a été exprimée en ng par g de tissu frais.
- La quantification du mRNA codant pour l'*adipocyte-fatty acid binding protein* (A-FABP), l'isoforme adipocytaire de la protéine de liaison des acides gras, a été réalisée par RT-PCR, dans le muscle LT uniquement, selon la méthode décrite par Barnola et collaborateurs (2005). Les résultats ont été exprimés selon des unités arbitraires par mg d'ARN total.

II.2.5. Profil musculaire en acides gras

La détermination du profil en acides gras des muscle LT, ST et RA a été réalisée sur les échantillons prélevés 30 minutes après l'abattage, par chromatographie en phase gazeuse après extraction et transestérification des acides gras selon la méthode de Sukhija et Palmquist (1988), adaptée à la viande lyophilisée. La description détaillée de la méthode figure dans l'article de Cuvelier et collaborateurs (2005).

II.2.6. Qualité de la viande

Le pH et la température ont été mesurés 1, 2 et 4 heures *post mortem* dans le muscle LT au niveau des côtes 7, 8 et 9 de chaque demi-carcasse à l'aide d'un pH-mètre Portamess 751 Knick (Knick GmbH & Co, Berlin, Allemagne) muni d'une électrode combinée Mettler-Toledo (LoT406-M-DXK-S7/25) (Mettler-Toledo International Inc., Urdorf, Suisse). Le pH et la température indiqués dans les tableaux correspondent à la moyenne de six mesures.

Deux jours après l'abattage, deux tranches de 2,5 cm d'épaisseur ont été prélevées dans le muscle LT à partir du segment tricostal.

La 1^{ère} tranche a été congelée à -20°C pour analyses ultérieures. Après décongélation pendant une nuit au réfrigérateur (4 ± 1°C), ces tranches ont été cuites au bain-marie à 75°C pendant 50 minutes dans des sacs plastiques laissés ouverts. Après cuisson, les sacs ont été refroidis sous l'eau courante jusqu'à température ambiante et les tranches essuyées avec du papier. La différence entre les poids cru et cuit a permis de déterminer les pertes de jus à la cuisson, exprimées en pourcentage par rapport

au poids cru (Boccard *et al.*, 1981). La tendreté de la viande, exprimée par son contraire, la dureté, a été estimée par la mesure de la force maximale de cisaillement du LT cuit (méthode de la *Warner-Bratzler peak shear force*), au moyen d'un banc de traction Lloyd LR 5K (Lloyd Instruments Ltd, Fareham, Angleterre), perpendiculairement à la direction des fibres musculaires, sur 10 carottes de 1,25 cm de diamètre prélevées dans le sens de la direction des fibres (Boccard *et al.*, 1981).

Dans la 2^e tranche, une mesure du pH final a été réalisée, selon la technique décrite ci-dessus. Après une exposition à l'air de cette tranche pendant 1,5 heures, la couleur a été mesurée avec le spectrocromimètre Hunterlab Labscan II (Hunter Associates Laboratory, Reston, Etats-Unis) et exprimée selon le système CIE L*a*b* (1976). Cinq mesures ont été réalisées pour chaque échantillon (Cassens *et al.*, 1995). Les tranches ont ensuite été placées au réfrigérateur ($4 \pm 1^{\circ}\text{C}$) dans des sacs plastiques individuels. Après six jours de stockage, elles ont été pesées afin de déterminer les pertes de jus par écoulement, et la couleur a été à nouveau mesurée. Les tranches ont ensuite été congelées à -20°C jusqu'à analyses ultérieures. Après décongélation pendant une nuit au réfrigérateur ($4 \pm 1^{\circ}\text{C}$), les pertes de jus à la cuisson et la tendreté ont été mesurées comme décrit ci-dessus.

La figure 1 schématise les mesures successives réalisées dans le cadre de la détermination de la qualité de la viande au sein du muscle LT.

II.3. Statistiques

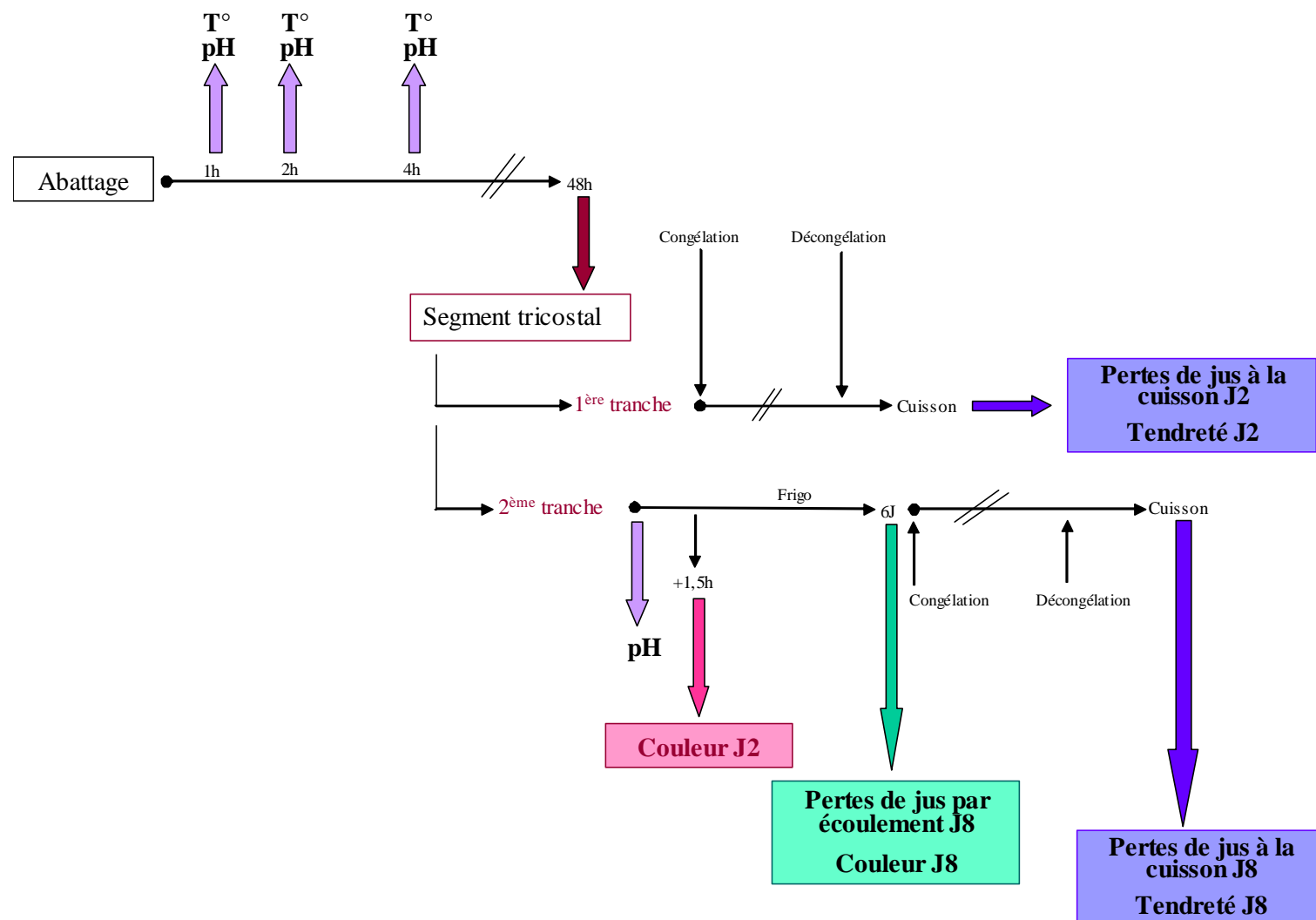
Lorsque les données se rapportaient à des mesures uniques effectuées sur chaque animal, elles ont été analysées à l'aide d'un modèle linéaire généralisé incluant les effets fixes de la race, du régime et de l'interaction régime-race, et l'effet résiduel aléatoire. Lorsque l'unité expérimentale était le groupe (mesure des consommations par lot et données connexes), l'interaction n'a pas été incluse dans le modèle.

Lorsque les données se rapportaient à des mesures effectuées sur plusieurs muscles par animal, les données ont été analysées à l'aide d'un modèle linéaire généralisé incluant les effets fixes de la race, du régime, du muscle et des interactions régime-race et race-muscle, ainsi que les effets aléatoires « animal niché dans la race et le régime » et résiduel. Les variances régime et race ont été rapportées à celle de l'animal niché dans la race et le régime. La variance du muscle a été rapportée à la variance résiduelle.

Tableau I. Composition et caractéristiques des régimes

	Régime	
	Pulpes séchées	Céréales
Ingrédients (g/kg)		
Pulpes séchées	500	183
Orge aplati	95	250
Maïs concassé	95	250
Epeautre	100	100
Tourteau de soja	85	80
Tourteau de lin	85	80
Mélasse	30	30
Mélange minéral (16/5)	10	10
Carbonate de calcium	-	5
Bicarbonate de sodium	-	12
Composition chimique		
Matière sèche (MS, %)	89	88
Protéines brutes (g/kg MS)	161	159
Extrait éthéré (g/kg MS)	22	29
Acid detergent fibre (g/kg MS)	146	92
Amidon (g/kg MS)	142	317
Ca (g/kg MS)	8.9	7.4
P (g/kg MS)	3.7	4.4
Na (g/kg MS)	1.4	4.9
Mg (g/kg MS)	2.3	2.0

Figure 1. Récapitulatif des mesures de qualité de la viande au sein du muscle *Longissimus thoracis*



III. Résultats

III.1. Performances zootechniques

Les performances zootechniques des animaux sont présentées dans le tableau I.

Aucun effet significatif du régime n'a été observé sur les différents paramètres.

Le poids initial des animaux au début de la période de croissance-engraissement a été en moyenne de 339 kg, avec, cependant, une tendance à un poids plus élevé pour les LIM et plus faible pour les AA ($P < 0,1$). Une tendance similaire a été observée pour le poids final des taurillons ($P < 0,1$). La figure 1 illustre l'évolution du poids vif des taurillons au cours de la période expérimentale. Le gain de poids total pendant la période de croissance-engraissement — en moyenne 142 jours — n'a pas été significativement différent entre les races et était approximativement de 231 kg. Le gain quotidien moyen correspondant était de 1,62 kg/j et n'a pas été significativement affecté par la race, à l'opposé des ingestions totales et journalières de MS ($P < 0,05$ et $P < 0,001$ respectivement). Les AA ont montré les ingestions les plus élevées et les BB les ingestions les plus faibles. Les LIM ont présenté des valeurs intermédiaires significativement différentes des deux autres races dans le cas des ingestions journalières. L'indice de consommation était en moyenne de 6 kg de MS/kg de gain et n'a pas été significativement influencé par la race.

III.2. Données d'abattage et composition de la carcasse

Les données d'abattage et la composition de la carcasse sont présentées dans le tableau II.

Aucun effet significatif du régime n'a été observé sur les différents paramètres mesurés. Une tendance à un rendement de la carcasse légèrement plus faible a néanmoins été mise en évidence pour le régime à base de pulpes séchées ($P < 0,1$).

Une tendance à un poids d'abattage plus élevé chez les taurillons LIM et plus faible chez les AA a été relevée ($P < 0,1$). L'état d'engraissement de la carcasse a été significativement influencé par la race : les BB ont présenté les carcasses les plus maigres à l'opposé des AA. Les LIM ont présenté des carcasses dont l'état d'engraissement était significativement différent des deux autres races ($P < 0,001$). Les conformations des carcasses de taurillons BB ont par ailleurs été réparties équitablement dans les catégories « S » et « E », alors que celles de LIM et d'AA ont respectivement été classées « R » et « O ». Des effets significatifs de la race ont été observés pour les poids de carcasse chaude et froide, ainsi que pour le rendement ($P < 0,001$). Les carcasses chaude et froide des

taurillons BB et LIM ont ainsi été caractérisées par des poids assez similaires, mais ont été plus lourdes d'environ 60 kg par rapport aux carcasses d'AA. Des différences significatives entre les trois races ont été enregistrées pour le rendement de la carcasse, évalué à 65,2, 60,7 et 55,0 % chez les BB, les LIM et les AA respectivement ($P < 0,001$).

La composition de la carcasse, estimée d'après la dissection du segment tricostal, a été significativement influencée par la race. Les carcasses d'animaux BB ont montré la plus grande proportion de muscles et la plus faible proportion de tissu conjonctivo-adipeux, alors que les carcasses d'AA ont présenté les caractéristiques opposées. Les carcasses de LIM ont, quant à elles, révélé des valeurs significativement différentes des deux autres races ($P < 0,001$). Enfin, la proportion d'os la plus faible a été rencontrée au niveau des carcasses de taurillons BB ($P < 0,01$), les carcasses de LIM et d'AA présentant des proportions non significativement différentes l'une de l'autre.

III.3. Composition chimique musculaire

La composition chimique du muscle LT est présentée dans le tableau III. Les teneurs en lipides totaux des muscles LT, RA et ST sont présentées dans les tableaux IV et V.

La nature du régime n'a pas influencé de façon significative la composition chimique du muscle LT, excepté la teneur en protéines brutes exprimée en g/100 g de MS, le régime à base de céréales présentant des teneurs plus élevées que celui à base de pulpes séchées ($P < 0,05$) (tableau III). La race a quant à elle influencé significativement presque l'ensemble des paramètres mesurés, à l'exception de la teneur en protéines brutes exprimée en g/100 g de muscle (tableau III). Le muscle LT des animaux de race BB a ainsi été caractérisé par une teneur en MS plus faible que celles des deux autres races ($P < 0,05$). Les teneurs en cendres ont été plus élevées chez les taurillons BB que dans les deux autres races ($P < 0,001$). Exprimées dans la MS, les teneurs en protéines brutes et en lipides totaux ont été significativement différentes entre elles ($P < 0,001$). Les animaux BB ont montré les teneurs en protéines brutes les plus élevées, tandis que les AA ont présenté les teneurs les plus faibles. Avec 2,69 g/100 g de MS, les BB ont montré les teneurs en lipides totaux les plus faibles, les AA les teneurs les plus élevées, les LIM présentant des teneurs intermédiaires (9,30 et 6,51 g/100 g de MS pour les AA et les LIM respectivement). Les teneurs en lipides totaux exprimées en g/100 g de muscle ont été significativement différentes entre les trois races ($P < 0,001$) et ont présenté une évolution similaire aux teneurs en lipides totaux exprimées en g/100 g de MS (0,65, 1,64 et 2,40 g/100 g de muscle pour les BB, les LIM et les AA respectivement).

Lorsque les trois muscles ont été considérés, aucun effet significatif du régime n'a été mis en évidence sur les teneurs en lipides totaux dans la MS ou dans le muscle frais (tableau IV). Des effets

significatifs de la race et du muscle ont par contre été mis en évidence, de même qu'une interaction race-muscle ($P < 0,001$) (tableau IV). Tous muscles confondus, les taurillons BB ont ainsi présenté les teneurs en lipides totaux dans la MS et dans le muscle frais les plus faibles, alors que les AA ont montré les teneurs les plus élevées, les LIM présentant des valeurs intermédiaires significativement différentes. Toutes races confondues, le muscle LT a été caractérisé par les teneurs en lipides totaux — dans la MS et dans la matière fraîche — les plus élevées, le muscle ST par les teneurs les plus faibles, alors que le muscle RA a été caractérisé par des teneurs intermédiaires, significativement différentes des deux autres muscles.

Au sein de la race BB, aucune différence significative au niveau des teneurs en lipides totaux dans la MS et dans le muscle frais n'a été enregistrée entre les trois muscles (tableau V). Dans les races LIM et AA, par contre, le muscle LT a présenté les teneurs les plus élevées, le muscle ST les teneurs les plus faibles, et le muscle RA des teneurs intermédiaires (tableau V). Dans la race LIM, les teneurs en lipides totaux du muscle LT (en g/100 g de muscle) ont été approximativement 1,6 et 2,6 fois supérieures à celles des muscles RA et ST respectivement, contre 1,8 et 3,4 fois au sein de la race AA. Ceci se visualise aisément sur la figure 2.

Quel que soit le mode d'expression de la teneur en lipides totaux dans les muscles, aucune différence raciale n'a été observée dans le ST. Au niveau du RA, lorsque les teneurs ont été exprimées dans la MS, les BB ont présenté les valeurs les plus faibles et les AA les valeurs les plus élevées. Exprimées dans la matière fraîche, les BB se sont différenciés vers le bas des deux autres races. Enfin, dans le LT, toutes les moyennes ont été significativement différentes les unes des autres (tableau V).

III.4. Caractéristiques métaboliques des fibres musculaires

Les caractéristiques métaboliques des fibres musculaires, déterminées au sein des muscles LT, RA et ST, sont présentées dans les tableaux VI et VII.

Aucun effet significatif du régime n'a été observé sur les différents paramètres mesurés (tableau VI). Tout au plus a-t-on constaté une tendance pour le régime à base de céréales à induire une activité de la LDH légèrement plus élevée, ainsi qu'une tendance pour le régime à base de pulpes séchées à induire une activité de la COX plus grande ($P < 0,1$). La race et le muscle ont par contre influencé significativement la plupart des paramètres (tableau VI). Ainsi, tous muscles confondus, l'activité de la LDH a été significativement plus élevée chez les animaux de races BB et LIM par rapport aux AA ($P < 0,001$). L'activité de la PFK, autre enzyme impliquée dans le métabolisme anaérobie du glucose, n'a par contre pas été influencée par la race. Les activités de la CS et de la COX, deux enzymes mitochondriales, ont été significativement influencées par la race ($P < 0,001$). Les animaux BB ont

présenté des activités enzymatiques plus faibles que les deux autres races. Une influence significative de la race a également été observée au niveau des teneurs en H-FABP, plus faibles chez les taurillons BB et LIM par rapport aux AA ($P < 0,01$). Similairement, l'expression de la A-FABP (mesurée uniquement au sein du muscle LT) a été significativement influencée par la race, les BB et les LIM présentant des niveaux d'expression plus faibles que les AA ($P < 0,01$).

Un effet significatif du muscle a été observé au niveau des activités de la LDH et de la PFK, le LT présentant les activités enzymatiques les plus élevées et le ST les activités les plus faibles, le muscle RA offrant des valeurs intermédiaires significativement différentes ($P < 0,001$). Le LT et le ST ont été pourvus des activités CS les plus élevées et le RA des activités les plus faibles ($P < 0,001$). Un effet significatif du muscle a été observé au niveau des activités de la COX et de la LPL, les muscles LT et RA présentant les activités les plus élevées ($P < 0,01$ et $P < 0,001$ respectivement). Enfin, les teneurs en H-FABP ont également été significativement différentes entre les trois muscles, le RA étant caractérisé par les teneurs les plus élevées et le LT par les teneurs les plus faibles ($P < 0,001$).

Une interaction race x muscle a été relevée au niveau de l'activité de la PFK ($P < 0,05$), ainsi qu'au niveau des teneurs en H-FABP ($P < 0,05$) (tableau VI). En ce qui concerne la PFK, l'activité de celle-ci a varié significativement avec la race au sein du muscle LT, les BB et les LIM présentant des activités plus élevées que les AA ($P < 0,05$) (tableau VII). Un effet race a également été constaté au niveau du ST, les taurillons BB étant caractérisés par une activité PFK plus faible que les LIM et les AA ($P < 0,05$). Au sein de chaque race, il faut enfin remarquer que l'activité de la PFK a décliné du muscle LT vers le ST en passant par le RA, mais cette décroissance a été d'une plus grande ampleur chez les taurillons BB. En ce qui concerne les teneurs en H-FABP, un effet significatif de la race a été observé au sein du muscle ST — les LIM et les AA présentant des teneurs supérieures aux BB — ($P < 0,05$), aucun effet de la race n'étant par contre enregistré au sein des muscles LT et RA (tableau VII). Par ailleurs, dans les races BB et LIM, le muscle RA a présenté des teneurs significativement plus élevées que les muscles LT et ST ($P < 0,05$) ; au sein de la race AA, les teneurs en H-FABP du muscle ST ont par contre été similaires à celles du muscle RA, et significativement supérieures au muscle LT ($P < 0,05$).

III.5. Profil musculaire en acides gras

Les teneurs musculaires en acides gras, exprimées selon deux unités différentes, sont présentées dans les tableaux VIII et IX (g/100 g d'acides gras) d'une part, et dans les tableaux X et XI (mg/100 g de muscle) d'autre part.

Aucun effet significatif du régime n'a été observé sur les teneurs musculaires en acides gras en g/100 g d'acides gras (tableau VIII). Lorsqu'elles ont été exprimées en mg/100 g de muscle, un effet

significatif du régime a été constaté pour la teneur en C18 : 2 n-6 ($P < 0,05$), la teneur totale en acides gras n-6 ($P < 0,05$), le *ratio* n-6/n-3 ($P < 0,01$) et le *ratio* C18 : 2 n-6/C18 : 3 n-3 ($P < 0,01$), le régime à base de céréales offrant, pour chacun de ces paramètres, des teneurs plus élevées que le régime à base de pulpes séchées (tableau X).

La race a influencé de manière significative presque l'intégralité des paramètres mesurés, que ceux-ci soient exprimés en proportion d'acides gras (tableau VIII) ou bien dans le muscle frais (tableau X). Les taurillons BB ont présenté des proportions significativement plus faibles d'acides gras saturés par rapport aux deux autres races ($P < 0,001$; tableau VIII), ainsi que des proportions significativement plus faibles d'acides gras monoinsaturés, les AA montrant les proportions les plus élevées, et les LIM des valeurs intermédiaires ($P < 0,001$). En conséquence, les animaux BB ont été caractérisés par des proportions significativement plus élevées d'acides gras polyinsaturés, les AA présentant les proportions les plus faibles (39,89, 21,29 et 16,72 g/100 g d'acides gras pour les BB, les LIM et les AA respectivement, $P < 0,001$). Cet effet s'est marqué tant au niveau des acides gras n-6 qu'au niveau des n-3 ($P < 0,001$). Lorsque ces teneurs ont été exprimées dans le muscle frais (tableau X), les taurillons BB ont montré les teneurs en acides gras saturés et monoinsaturés les plus faibles, à l'opposé des AA ($P < 0,001$). Au sein des acides gras saturés, il faut remarquer d'une part que les acides C16 : 0 et C18 : 0 ont été largement dominants, et ce quelle que soit la race considérée, et d'autre part que les teneurs de chacun des acides gras saturés ont été les plus faibles dans la race BB et les plus élevées dans la race AA, au même titre d'ailleurs que les teneurs individuelles des différents acides gras monoinsaturés, dont le C18 : 1 a été le représentant principal. Aucun effet significatif de la race n'a par contre été observé au niveau des teneurs totales en acides gras polyinsaturés. Les acides gras n-6 ont toutefois été significativement plus abondants chez les BB et les LIM par rapport aux AA ($P < 0,01$) alors que les teneurs en acides gras n-3 ont été les plus faibles chez les BB et les plus élevées chez les AA ($P < 0,001$). Parmi les acides gras polyinsaturés n-6, le C18 : 2 n-6 a été l'acide le plus représenté, suivi du C20 : 4 n-6, et ce quelle que soit la race considérée. A l'opposé des acides gras saturés et monoinsaturés, l'évolution des teneurs des différents acides gras n-6 entre les trois races n'a pas été homogène. Alors que les teneurs en C18 : 2 n-6 n'ont pas été significativement influencées par la race — le BB tendant néanmoins à montrer des teneurs plus élevées et l'AA des teneurs plus faibles —, celles en C20 : 2 n-6 ont augmenté du BB vers le LIM et l'AA ($P < 0,001$), tandis que celles en C20 : 3 n-6 ont évolué en sens opposé ($P < 0,05$), de même que celles en C20 : 4 n-6 pour lesquelles le BB a présenté les teneurs les plus élevées et l'AA les teneurs les plus faibles ($P < 0,001$). Les teneurs en C22 : 4 n-6 n'ont, quant à elles, pas été influencées par la race. Au niveau des acides gras polyinsaturés n-3, les teneurs des différents acides gras individuels ont augmenté du BB et du LIM vers l'AA ($P < 0,001$ pour le C20 : 5 n-3 ; $P < 0,05$ pour le C22 : 5 n-3 et le C22 : 6 n-3), et du BB vers l'AA en passant par le LIM pour le C18 : 3 n-3 ($P < 0,001$). Enfin, alors que l'acide gras n-3 prédominant chez le BB a été le C22 : 5 n-3, chez le

LIM et l'AA, il s'est agi du C18 : 3 n-3. Le *ratio* n-6/n-3 a par ailleurs été le plus élevé chez les animaux BB et le plus faible chez les AA, les LIM présentant un *ratio* intermédiaire (5,91, 4,89 et 3,70 chez les BB, les LIM et les AA respectivement, $P < 0,001$, tableau X).

Le muscle a influencé significativement tous les paramètres mesurés, qu'ils soient exprimés en g/100 g d'acides gras (tableau VIII) ou en mg/100 g de muscle (tableaux X), excepté la proportion d'acide gras C20 : 2 n-6 (tableau VIII). Le muscle LT a présenté les proportions en acides gras saturés et monoinsaturés les plus élevées, au contraire du ST ($P < 0,001$). L'inverse est également vrai pour les proportions en acides gras polyinsaturés ($P < 0,001$). Tant les proportions en acides gras polyinsaturés n-6 que celles en acides gras polyinsaturés n-3 ont par ailleurs été plus faibles au sein du muscle LT, plus élevées dans le ST et intermédiaires dans le RA ($P < 0,001$). Exprimées en mg/100 de muscle (tableau X), les teneurs en acides gras saturés et monoinsaturés ont montré les mêmes différences que précédemment. Au sein des acides gras saturés, les acides C16 : 0 et C18 : 0 ont été les plus représentés. Par ailleurs, les teneurs des différents acides gras saturés ont augmenté du muscle le plus maigre (ST) vers le muscle le plus gras (LT) en passant par le RA ($P < 0,001$). Une évolution similaire a été constatée pour les acides gras monoinsaturés ($P < 0,001$), à l'exception du C14 : 1, pour lequel les teneurs les plus élevées ont été mesurées au sein du muscle RA ($P < 0,001$). Le C18 : 1 a par ailleurs été l'acide gras monoinsaturé le plus abondant, indépendamment du muscle. Le muscle LT a présenté les teneurs les plus élevées en acides gras polyinsaturés ($P < 0,001$), ces derniers n'ont pas différé significativement l'un de l'autre. Le LT a par ailleurs été caractérisé par les teneurs les plus élevées en acides gras n-6 et le ST par les teneurs les plus faibles ($P < 0,001$), tandis qu'au niveau des teneurs en acides gras polyinsaturés n-3, c'est le muscle ST qui a présenté les teneurs les plus élevées et le RA les teneurs les plus faibles ($P < 0,001$). Au sein des acides gras polyinsaturés n-6, l'acide C18 : 2 n-6 a été le plus abondant, suivi du C20 : 4 n-6, et ce quel que soit le muscle considéré. Les teneurs des différents acides gras n-6 ont par ailleurs montré une évolution hétérogène entre muscles. Alors que les teneurs en C18 : 2 n-6 ont été les plus élevées dans le LT et les plus faibles dans le ST ($P < 0,001$), celles en C20 : 2 n-6 et en C22 : 4 n-6 ont été les plus élevées dans le LT ($P < 0,001$), tandis que les teneurs en C20 : 3 n-6 ont été, à l'opposé, les plus importantes au sein du muscle ST ($P < 0,01$), de même que celles en C20 : 4 n-6, pour lesquelles le LT a présenté des valeurs significativement plus faibles que celles du RA ($P < 0,001$). Parmi les acides gras n-3, l'acide C18 : 3 n-3 a été le plus abondant au sein du muscle le plus gras (LT), alors qu'au sein des muscles RA et ST, l'acide C22 : 5 n-3 a été prédominant. Une évolution hétérogène des teneurs des différents acides gras individuels parmi les trois muscles a également été constatée. Le *ratio* n-6/n-3 a quant à lui été le plus élevé au sein du muscle RA et le plus faible au sein du ST ($P < 0,001$, tableau X).

En comparant les muscles LT issus des trois races (tableau XI), les teneurs intramusculaires en acides gras saturés exprimées en mg/100 g de muscle ont été approximativement 2,8 fois plus faibles chez les BB que chez les LIM et 4,2 fois plus faibles que chez les AA ($P < 0,05$, figure 3). Pour les teneurs en acides gras mononinsaturés, les rapports correspondants ont été de 3,6 et 5,7 ($P < 0,05$, figure 3). Les effets de la race sur les teneurs en acides gras individuels saturés et monoinsaturés au sein du muscle LT ont été similaires à ceux observés au sein des trois muscles confondus (tableau X). Au niveau des acides gras polyinsaturés totaux, les animaux BB ont présenté des teneurs inférieures à celles des AA ($P < 0,05$, figure 3). Bien que les teneurs totales en acides gras n-6 aient été similaires dans les trois races, celles en acides gras n-3 ont en effet été les plus faibles chez le BB et les plus élevées chez l'AA ($P < 0,05$). D'une façon générale, les effets de la race sur les teneurs en acides gras individuels n-6 et n-3 au sein du muscle LT ont été similaires aux effets globaux observés tous muscles confondus (tableau X). Remarquons tout de même l'absence d'effet significatif de la race sur les teneurs en C20 : 3 n-6 et en C22 : 5 n-3. Le *ratio* n-6/n-3 du muscle LT a ainsi été le plus élevé au sein de la race BB et le plus faible au sein des AA (6,40, 5,15 et 3,82 pour les BB, LIM et AA respectivement, $P < 0,05$).

Il est intéressant de noter l'absence d'effet significatif de la race sur les teneurs en acides gras saturés au sein du muscle ST. De plus, les écarts entre les trois races au niveau des teneurs intramusculaires en acides gras monoinsaturés au sein de ce muscle ont été légèrement inférieurs à ceux observés au sein du LT, les teneurs du BB étant, dans le ST, 3,3 et 3,6 plus faibles que chez le LIM et l'AA respectivement. Enfin, il faut également constater l'absence d'effet significatif du muscle sur les teneurs en acides gras saturés mais aussi monoinsaturés au sein de la race BB.

III.6. Qualité de la viande

Les paramètres relatifs à la qualité de la viande, mesurés dans le muscle LT uniquement, sont présentés dans le tableau XII.

La nature du régime a peu influencé les paramètres relatifs à la qualité de la viande. Une tendance à un pH ultime plus bas a été observée avec le régime à base de céréales ($P < 0,1$). Les pertes de jus à la cuisson à j2 ont été significativement plus élevées avec le régime à base de pulpes séchées ($P < 0,05$), de même que la force maximale de cisaillement à j2 et à j8 ($P < 0,05$ et $P < 0,01$, respectivement).

La race a, quant à elle, influencé davantage de paramètres. A 1 h *post mortem*, les taurillons AA ont présenté la température la plus faible au sein du muscle LT ($P < 0,001$). A 2 h *post mortem*, les BB et les AA étaient pourvus des températures les plus basses ($P < 0,05$), tandis qu'à 4 h *post mortem*,

aucune différence significative n'était enregistrée entre les trois races. Le pH, mesuré à 1, 2, 4 et 48 h *post mortem*, n'a pas été influencé significativement par la race.

La couleur de la viande, mesurée à j2 et à j8, a été affectée de façon significative par la race. A j2, les animaux BB ont présenté la viande la plus pâle, à l'opposé des AA ($P < 0,001$), et la moins rouge ($P < 0,001$). A j8, la viande de taurillons BB restait la plus pâle et celle d'AA la plus foncée ($P < 0,001$), mais les BB étaient caractérisés par la teinte la plus rouge et les AA par la teinte la moins rouge, les LIM présentant une teinte intermédiaire non significativement différente des deux autres races ($P < 0,05$). De plus, entre j2 et j8, la luminosité de la viande a augmenté au sein de chaque race ($P < 0,001$), cette augmentation n'étant pas significativement différente entre les races, contrairement à l'évolution de la teinte rouge (figure 4). Ainsi, entre j2 et j8, la teinte rouge a augmenté chez les BB ($P < 0,001$), n'a pas montré de changement significatif chez les LIM et a diminué chez les AA ($P < 0,001$). Ces différences j2-j8 ont de plus été significativement influencées par la race ($P < 0,001$) (tableau XII).

La race a influencé significativement les pertes de jus à la cuisson, les BB et les LIM étant caractérisés par les pertes les plus faibles, tant à j2 qu'à j8 ($P < 0,01$ et $P < 0,001$, respectivement). Les pertes de jus par écoulement, mesurées à j8, ont également été influencées par la race, les BB présentant les pertes les plus élevées, à l'opposé des AA ($P < 0,001$).

Mesurée à j2, la force maximale de cisaillement n'a pas été significativement influencée par la race, bien que de larges différences numériques aient été observées entre les AA et les LIM, ces derniers présentant les valeurs les plus élevées. Similairement, à j8, aucune différence significative n'a été enregistrée entre les races. Entre j2 et j8, la force maximale de cisaillement a diminué de façon significative au sein de chaque race ($P < 0,001$) (figure 5), mais cette diminution n'a pas été significativement différente entre les races (tableau XII). Enfin, il faut remarquer que quelle que soit la race considérée, les écarts-types à j2 sont grands (16,1, 12,3 et 11,5 N pour les BB, LIM et AA, respectivement) et diminuent entre j2 et j8. Cette diminution a cependant été plus marquée chez les BB et chez les LIM que chez les AA, comme en attestent les écarts-types respectifs à j8 : 4,6, 5,4 et 8,4 N (figure 5).

Tableau I. Effets du régime alimentaire et de la race sur les performances zootechniques de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			RSD	Niveau de signification		
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA		Régime	Race	Interaction
n	18	18	12	12	12				
Poids initial (kg)	338,0	339,8	330,4	375,0	311,3	64,6		+	
Poids final (kg)	573,0	566,1	557,6	603,5	547,6	58,5		+	
Gain total (kg)	235,1	226,3	227,2	228,5	236,3	39,2			
Durée (jours)	144,2	139,6	142,7	141,5	141,5	12,7			
Gain quotidien moyen (kg/jour)	1,63	1,62	1,59	1,62	1,66	0,20			
Ingestion alimentaire									(1)
Matière sèche totale (MS ; kg/animal)	1366,3	1330,6	1279,0 ^a	1359,3 ^{ab}	1407,0 ^b	115,6		*	
MS (kg/jour)	9,5	9,5	9,0 ^a	9,6 ^b	9,9 ^c	0,1		***	
Indice de Consommation (kg MS/kg gain)	6,0	5,9	5,7	6,0	6,1	0,8			
Indice de Transformation (kg gain/kg MS)	0,17	0,17	0,18	0,17	0,17	0,02			

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; + : $P < 0,1$, * : $P < 0,05$, *** : $P < 0,001$; BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus. ⁽¹⁾ Pour les données relatives aux ingestions alimentaires, l'interaction n'a pas été incluse dans le modèle statistique, les groupes constituant des unités expérimentales.

Tableau II. Effets du régime alimentaire et de la race sur les données d'abattage et la composition de la carcasse de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			RSD	Niveau de signification		
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA		Régime	Race	Interaction
n	18	18	12	12	12				
Données d'abattage									
Poids d'abattage (kg)	555,8	549,1	540,8	585,4	531,2	56,7		+	
Etat d'engraissement de la carcasse ⁽¹⁾	2,06	2,11	1,00 ^a	2,25 ^b	3,00 ^c	0,27		***	
Poids de la carcasse chaude (kg)	332,5	334,2	352,6 ^a	355,1 ^a	292,3 ^b	36,0		***	
Poids de la carcasse froide (kg)	324,4	326,0	344,0 ^a	346,4 ^a	285,2 ^b	35,1		***	
Rendement de la carcasse (%)	59,8	60,8	65,2 ^a	60,7 ^b	55,0 ^c	1,6	+	***	
Composition du segment tricostral									
Muscle (%)	65,0	64,8	74,7 ^a	63,4 ^b	56,5 ^c	2,4		***	
Tissu conjonctivo-adipeux (%)	19,9	20,2	10,9 ^a	21,4 ^b	27,9 ^c	2,5		***	
Os (%)	15,1	15,0	14,3	15,2	15,6	1,5		+	
Composition de la carcasse									
Muscle (%)	69,3	68,9	77,5 ^a	67,6 ^b	62,2 ^c	2,2		***	
Tissu conjonctivo-adipeux (%)	17,3	17,7	10,2 ^a	18,7 ^b	23,6 ^c	2,0		***	
Os (%)	13,5	13,5	12,3 ^a	13,8 ^b	14,3 ^b	1,2		**	
Muscle (kg)	225,7	226,4	266,5 ^a	234,4 ^b	177,3 ^c	26,5		***	
Tissu conjonctivo-adipeux (kg)	55,2	56,2	35,1 ^a	64,7 ^b	67,3 ^b	9,4		***	
Os (kg)	43,5	43,4	42,4 ^a	47,3 ^b	40,6 ^a	4,3		**	

⁽¹⁾ : Echelle de 1 à 5 (1 = très maigre, 5 = très gras) ; ^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; + : $P < 0,1$, ** : $P < 0,01$, *** : $P < 0,001$; BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus.

Tableau III. Effets du régime alimentaire et de la race sur la composition chimique du muscle *Longissimus thoracis* chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			RSD	Niveau de signification		
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA		Régime	Race	Interaction
n	18	18	12	12	12				
Matière sèche (MS, %)	25,13	24,88	24,19 ^a	25,12 ^b	25,71 ^b	1,22		*	
Matière organique (g/100 g MS)	95,57	95,62	95,32 ^a	95,64 ^b	95,82 ^b	0,28		***	
Cendres (g/100 g MS)	4,43	4,38	4,68 ^a	4,36 ^b	4,18 ^b	0,28		***	
Protéines brutes (g/100 g MS)	84,77	86,63	89,82 ^a	85,57 ^b	81,72 ^c	2,54	*	***	
Lipides totaux (g/100 g MS)	6,54	5,79	2,69 ^a	6,51 ^b	9,30 ^c	1,57		***	
Protéines brutes (g/100 g muscle)	21,26	21,53	21,72	21,48	20,98	0,94			
Lipides totaux (g/100 g muscle)	1,67	1,47	0,65 ^a	1,64 ^b	2,40 ^c	0,45		***	

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; * : $P < 0,05$, *** : $P < 0,001$; BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus.

Tableau IV. Effets du régime alimentaire, de la race et du muscle sur les teneurs intramusculaires en lipides totaux chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			Muscle			RSD	Niveau de signification			
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA	LT	RA	ST		Régime	Race	Muscle	Interaction Race x Muscle
n	54	54	36	36	36	36	36	36					
Matière sèche (MS, %)	24,37	24,26	23,86 ^a	24,34 ^{ab}	24,77 ^b	25,08 ^a	23,59 ^b	24,29 ^c	0,78		**	***	
Lipides totaux (g/100 g MS)	4,48	3,98	2,19 ^a	4,50 ^b	6,00 ^c	6,19 ^a	4,10 ^b	2,40 ^c	1,22		***	***	***
Lipides totaux (g/100 g muscle)	1,11	0,98	0,52 ^a	1,11 ^b	1,50 ^c	1,57 ^a	0,98 ^b	0,58 ^c	0,32		***	***	***

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; ** : $P < 0,01$, *** : $P < 0,001$; BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; LT : *Longissimus thoracis*, RA : *Rectus abdominis*, ST : *Semitendinosus*.

Tableau V. Teneurs intramusculaires en lipides totaux des muscles *Longissimus thoracis* (LT), *Rectus abdominis* (RA) et *Semitendinosus* (ST) chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

	BB			LIM			AA			RSD
	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	
n	12	12	12	12	12	12	12	12	12	
Matière sèche (MS, %)	24,19 ^{aA}	23,23 ^b	24,15 ^a	25,12 ^{aB}	23,62 ^b	24,28 ^{ab}	25,95 ^{aB}	23,92 ^b	24,44 ^b	0,78
Lipides totaux (g/100 g MS)	2,69 ^A	2,15 ^A	1,74	6,51 ^{aB}	4,41 ^{bB}	2,58 ^c	9,37 ^{aC}	5,75 ^{bC}	2,89 ^c	1,22
Lipides totaux (g/100 g muscle)	0,65 ^A	0,50 ^A	0,42	1,64 ^{aB}	1,05 ^{bB}	0,63 ^c	2,42 ^{aC}	1,38 ^{bB}	0,71 ^c	0,32

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'une même race pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$), ^{A,B,C} : les données d'une même rangée et d'un même muscle pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$).

Tableau VI. Effets du régime alimentaire, de la race et du muscle sur les caractéristiques métaboliques musculaires de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			Muscle			RSD	Niveau de signification			
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA	LT	RA	ST		Régime	Race	Muscle	Interaction Race x Muscle
n	54	54	36	36	36	36	36	36					
Activités enzymatiques													
LDH ⁽¹⁾	729,89	764,86	813,36 ^a	786,60 ^a	642,16 ^b	840,89 ^a	752,69 ^b	648,54 ^c	64,32	+	***	***	
PFK ⁽¹⁾	20,92	22,12	21,29	22,19	21,07	28,98 ^a	18,85 ^b	16,72 ^c	4,49			***	*
CS ⁽¹⁾	4,30	4,13	3,40 ^a	4,55 ^b	4,69 ^b	4,70 ^a	3,17 ^b	4,78 ^a	0,68		***	***	
COX ⁽¹⁾	6,27	5,61	4,28 ^a	6,65 ^b	6,88 ^b	6,20 ^a	6,29 ^a	5,33 ^b	1,28	+	***	**	+
LPL ⁽²⁾	163,28	168,02	168,41	169,35	159,20	189,31 ^a	178,94 ^a	128,71 ^b	38,07			***	
Teneurs en protéines de liaison													
H-FABP ⁽³⁾	0,75	0,71	0,61 ^a	0,72 ^a	0,86 ^b	0,55 ^a	0,99 ^b	0,64 ^c	0,17		**	***	*
Expression des protéines de liaison													
n	18	18	12	12	12	36							
A-FABP ⁽⁴⁾	25,96	23,70	3,23 ^a	22,03 ^a	49,22 ^b	24,83	-	-	25,94		**	-	-

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; + : $P < 0,1$, * : $P < 0,05$, ** : $P < 0,01$, *** : $P < 0,001$; BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; LT : *Longissimus thoracis*, RA : *Rectus abdominis*, ST : *Semitendinosus*. LDH : lactate déshydrogénase, PFK : phosphofructokinase, CS : citrate synthase, COX : cytochrome-*c* oxydase, LPL : lipoprotéine lipase, H-FABP : *heart-fatty acid binding protein*, A-FABP : *adipocyte-fatty acid binding protein* ; ⁽¹⁾ : Une unité d'enzyme se définit comme la quantité qui catalyse la disparition ou l'apparition de 1µmole de substrat, de cofacteur ou de produit/min/g de tissu frais ; ⁽²⁾ : Unité : nmole d'acides gras libérés/min/gde tissu frais ; ⁽³⁾ : Unité : ng de H-FABP/g de tissu frais ; ⁽⁴⁾ : la quantification de l'ARNm codant pour la A-FABP (unités arbitraires/mg d'ARN total) a été réalisée dans le muscle LT uniquement.

Tableau VII. Caractéristiques métaboliques des muscles *Longissimus thoracis* (LT), *Rectus abdominis* (RA) et *Semitendinosus* (ST) chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

	BB			LIM			AA			RSD
	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	
n	12	12	12	12	12	12	12	12	12	
Activités enzymatiques										
LDH ⁽¹⁾	919,25 ^{aA}	812,50 ^{bA}	708,33 ^{cA}	883,25 ^{aA}	789,08 ^{bA}	687,45 ^{cA}	720,17 ^{aB}	656,50 ^{aB}	549,82 ^{bB}	64,32
PFK ⁽¹⁾	30,51 ^{aA}	19,68 ^b	13,69 ^{cA}	30,23 ^{aA}	18,62 ^b	17,72 ^{bB}	26,22 ^{aB}	18,25 ^b	18,76 ^{bB}	4,49
CS ⁽¹⁾	3,64 ^{aA}	2,68 ^{bA}	3,88 ^{aA}	5,13 ^{aB}	3,30 ^{bAB}	5,22 ^{aB}	5,32 ^{aB}	3,52 ^{bB}	5,24 ^{aB}	0,68
COX ⁽¹⁾	3,99 ^A	4,71 ^A	4,13 ^A	6,43 ^B	7,07 ^B	6,46 ^B	8,18 ^{aC}	7,09 ^{aB}	5,38 ^{bAB}	1,28
LPL ⁽²⁾	173,07	176,37	155,78 ^A	194,55 ^a	193,30 ^a	120,19 ^{bAB}	200,32 ^a	167,15 ^a	110,14 ^{bB}	38,07
Teneurs en protéines de liaison										
H-FABP ⁽³⁾	0,52 ^a	0,96 ^b	0,34 ^{aA}	0,51 ^a	0,94 ^b	0,70 ^{aB}	0,61 ^a	1,07 ^b	0,90 ^{bB}	0,17
Expression des protéines de liaison										
A-FABP ⁽⁴⁾	3,23 ^A	-	-	22,03 ^A	-	-	49,22 ^B	-	-	25,94

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'une même race pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$), ^{A,B,C} : les données d'une même rangée et d'un même muscle pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; LDH : lactate déshydrogénase, PFK : phosphofructokinase, CS : citrate synthase, COX : cytochrome-*c* oxydase, LPL : lipoprotéine lipase, H-FABP : *heart-fatty acid binding protein*, A-FABP : *adipocyte-fatty acid binding protein* ; ⁽¹⁾ : Une unité d'enzyme se définit comme la quantité qui catalyse la disparition ou l'apparition de 1 μ mole de substrat, de cofacteur ou de produit/min/g de tissu frais ; ⁽²⁾ : Unité : nmole d'acides gras libérés/min/g de tissu frais ; ⁽³⁾ : Unité : ng de H-FABP/g de tissu frais ; ⁽⁴⁾ : la quantification de l'ARNm codant pour la A-FABP (unités arbitraires/mg d'ARN total) a été réalisée dans le muscle LT uniquement.

Tableau VIII. Effets du régime alimentaire, de la race et du muscle sur le profil musculaire en acides gras (g/100 g d'acides gras) de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			Muscle			RSD	Niveau de signification			
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA	LT	RA	ST		Régime	Race	Muscle	Interaction race x muscle
n	54	54	36	36	36	36	36	36					
AGS	40,94	40,51	36,88 ^a	41,80 ^b	43,49 ^b	44,02 ^a	41,73 ^b	36,43 ^c	2,78		***	***	
AGI	59,06	59,49	63,12 ^a	58,20 ^b	56,51 ^b	55,98 ^a	58,27 ^b	63,57 ^c	2,78		***	***	
AGMI	33,84	32,78	23,23 ^a	36,91 ^b	39,79 ^c	38,05 ^a	33,04 ^b	28,84 ^c	4,35		***	***	
AGPI	25,22	26,71	39,89 ^a	21,29 ^b	16,72 ^c	17,93 ^a	25,23 ^b	34,74 ^c	6,55		***	***	
n-6	20,69	22,26	33,85 ^a	17,54 ^b	13,03 ^c	15,16 ^a	21,51 ^b	27,75 ^c	5,38		***	***	
n-3	4,53	4,45	6,04 ^a	3,74 ^b	3,69 ^b	2,77 ^a	3,72 ^b	6,98 ^c	1,25		***	***	
AGS													
C14 : 0	1,46	1,43	0,80 ^a	1,64 ^b	1,90 ^c	1,70 ^a	1,69 ^a	0,95 ^b	0,35		***	***	
C16 : 0	21,99	21,42	18,07 ^a	22,83 ^b	24,21 ^b	21,97 ^a	22,72 ^a	20,42 ^b	1,75		***	***	
C18 : 0	17,34	17,51	17,88	17,19	17,21	20,12 ^a	17,21 ^b	14,94 ^c	1,23			***	
C20 : 0	0,06	0,05	0,02 ^a	0,06 ^b	0,09 ^c	0,10 ^a	0,05 ^b	0,01 ^c	0,05		***	***	+
C22 : 0	0,09	0,10	0,11	0,08	0,09	0,13 ^a	0,05 ^b	0,10 ^a	0,10			**	
AGMI													
C14 : 1	0,50	0,49	0,33 ^a	0,52 ^b	0,63 ^c	0,25 ^a	0,69 ^b	0,54 ^c	0,13		***	***	
C16 : 1	1,92	1,92	1,09 ^a	2,29 ^b	2,38 ^b	2,02 ^a	2,08 ^a	1,66 ^b	0,43		***	***	
C18 : 1n-9/7	31,34	30,30	21,81 ^a	34,01 ^b	36,64 ^c	35,65 ^a	30,20 ^b	26,61 ^c	3,84		***	***	
C20 : 1 n-9	0,08	0,08	0,00 ^a	0,10 ^b	0,13 ^c	0,13 ^a	0,07 ^b	0,03 ^c	0,05		***	***	***
AGPI n-6													
C18 : 2 n-6	14,58	15,95	24,17 ^a	12,34 ^b	9,29 ^c	11,44 ^a	15,45 ^b	18,90 ^c	3,58		***	***	
C20 : 2 n-6	0,16	0,15	0,16	0,15	0,14	0,15	0,13	0,18	0,10				
C20 : 3 n-6	1,12	1,17	1,82 ^a	0,92 ^b	0,69 ^b	0,72 ^a	1,09 ^b	1,62 ^c	0,33		***	***	
C20 : 4 n-6	4,39	4,56	7,01 ^a	3,76 ^b	2,65 ^c	2,56 ^a	4,41 ^b	6,46 ^c	1,39		***	***	
C22 : 4 n-6	0,44	0,44	0,69 ^a	0,38 ^b	0,26 ^c	0,30 ^a	0,44 ^b	0,58 ^c	0,13		***	***	
AGPI n-3													
C18 : 3 n-3	1,57	1,48	2,00 ^a	1,30 ^b	1,29 ^b	1,25 ^a	1,33 ^a	2,01 ^b	0,25		***	***	
C20 : 5 n-3	0,90	0,94	1,17 ^a	0,75 ^b	0,83 ^b	0,47 ^a	0,61 ^a	1,67 ^b	0,36		***	***	
C22 : 5 n-3	1,89	1,84	2,64 ^a	1,56 ^b	1,40 ^b	0,95 ^a	1,65 ^b	3,00 ^c	0,60		***	***	
C22 : 6 n-3	0,17	0,19	0,24 ^a	0,13 ^b	0,17 ^{ab}	0,10 ^a	0,14 ^a	0,31 ^b	0,16		*	***	
Somme	100	100	100	100	100	100	100	100					

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; + : $P < 0,1$, * : $P < 0,05$, ** : $P < 0,01$, *** : $P < 0,001$; BB : Blanc Bleu

Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; LT : *Longissimus thoracis*, RA : *Rectus abdominis*, ST : *Semitendinosus*. AGS : acide gras saturé ; AGI : acide gras insaturé ; AGMI : acide gras monoinsaturé ;

AGPI : acide gras polyinsaturé.

Tableau IX. Profil musculaire en acides gras (g/100 g d'acides gras) des muscles *Longissimus thoracis* (LT), *Rectus abdominis* (RA) et *Semitendinosus* (ST) chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

	BB			LIM			AA			RSD
	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	
n	12	12	12	12	12	12	12	12	12	
AGS	40,10 ^{aA}	37,09 ^{aA}	33,45 ^{bA}	45,43 ^{aB}	42,78 ^{aB}	37,19 ^{bB}	46,53 ^{aB}	45,31 ^{aB}	38,64 ^{bB}	2,78
AGI	59,90 ^{aA}	62,91 ^{aA}	66,55 ^{bA}	54,57 ^{aB}	57,22 ^{aB}	62,81 ^{bB}	53,47 ^{aB}	54,69 ^{aB}	61,36 ^{bB}	2,78
AGMI	28,36 ^{aA}	22,46 ^{bA}	18,86 ^{bA}	41,30 ^{aB}	36,73 ^{abB}	32,72 ^{bB}	44,50 ^{aB}	39,93 ^{aB}	34,93 ^{bB}	4,35
AGPI	31,54 ^{aA}	40,44 ^{bA}	47,68 ^{cA}	13,27 ^{aB}	20,49 ^{bB}	30,09 ^{cB}	8,97 ^{aB}	14,76 ^{aB}	26,44 ^{bB}	6,55
n-6	27,25 ^{aA}	35,23 ^{bA}	39,06 ^{bA}	11,13 ^{aB}	17,41 ^{bB}	24,10 ^{cB}	7,11 ^{aB}	11,90 ^{aB}	20,10 ^{bB}	5,38
n-3	4,29 ^{aA}	5,22 ^{aA}	8,62 ^{bA}	2,15 ^{aB}	3,09 ^{aB}	5,99 ^{bB}	1,86 ^{aB}	2,86 ^{aB}	6,34 ^{bB}	1,25
AGS										
C14 : 0	1,09 ^{aA}	0,91 ^{aA}	0,40 ^{bA}	1,88 ^{aB}	1,86 ^{aB}	1,17 ^{bB}	2,14 ^{aB}	2,29 ^{aB}	1,27 ^{bB}	0,35
C16 : 0	18,25 ^A	18,12 ^A	17,84 ^A	23,28 ^{abB}	24,09 ^{aB}	21,12 ^{bB}	24,37 ^{abB}	25,96 ^{aB}	22,31 ^{bB}	1,75
C18 : 0	20,55 ^a	17,98 ^b	15,10 ^c	20,03 ^a	16,74 ^b	14,80 ^c	19,77 ^a	16,92 ^b	14,93 ^c	1,23
C20 : 0	0,05 ^{aA}	0,02 ^{abA}	0,00 ^b	0,12 ^{aB}	0,05 ^{bB}	0,01 ^c	0,14 ^{aB}	0,09 ^{bC}	0,03 ^c	0,05
C22 : 0	0,17	0,07	0,11	0,12	0,04	0,09	0,11	0,05	0,11	0,10
AGMI										
C14 : 1	0,08 ^{aA}	0,51 ^{bA}	0,39 ^{bA}	0,30 ^{aB}	0,70 ^{bB}	0,56 ^{bAB}	0,38 ^{aB}	0,86 ^{bB}	0,66 ^{cB}	0,13
C16 : 1	1,35 ^A	1,08 ^A	0,84 ^A	2,33 ^B	2,50 ^B	2,04 ^B	2,38 ^B	2,66 ^B	2,10 ^B	0,43
C18 : 1n-9/7	26,92 ^{aA}	20,88 ^{bA}	17,64 ^{bA}	38,49 ^{aB}	33,44 ^{bB}	30,09 ^{bB}	41,55 ^{aB}	36,27 ^{bB}	32,10 ^{cB}	3,84
C20 : 1 n-9	0,01 ^A	0,00 ^A	0,00 ^A	0,18 ^{aB}	0,08 ^{bB}	0,03 ^{cAB}	0,19 ^{aB}	0,14 ^{bC}	0,07 ^{cB}	0,05
AGPI n-6										
C18 : 2 n-6	20,26 ^{aA}	25,15 ^{bA}	27,09 ^{bA}	8,43 ^{aB}	12,45 ^{abB}	16,13 ^{bB}	5,62 ^{aB}	8,74 ^{aB}	13,50 ^{bB}	3,58
C20 : 2 n-6	0,16	0,13	0,19	0,16	0,12	0,18	0,12	0,13	0,17	0,10
C20 : 3 n-6	1,36 ^{aA}	1,81 ^{bA}	2,29 ^{cA}	0,51 ^{aB}	0,86 ^{aB}	1,38 ^{bB}	0,30 ^{aB}	0,59 ^{aB}	1,19 ^{bB}	0,33
C20 : 4 n-6	4,95 ^{aA}	7,43 ^{bA}	8,65 ^{bA}	1,80 ^{aB}	3,58 ^{bB}	5,91 ^{cB}	0,92 ^{aB}	2,21 ^{aB}	4,83 ^{bB}	1,39
C22 : 4 n-6	0,53 ^{aA}	0,70 ^{abA}	0,84 ^{bA}	0,23 ^{aB}	0,40 ^{abB}	0,50 ^{bB}	0,13 ^{aB}	0,23 ^{aB}	0,42 ^{bB}	0,13
AGPI n-3										
C18 : 3 n-3	1,69 ^{aA}	1,68 ^{aA}	2,63 ^{bA}	1,06 ^{aB}	1,16 ^{aB}	1,67 ^{bB}	1,00 ^{aB}	1,14 ^{aB}	1,73 ^{bB}	0,25
C20 : 5 n-3	0,76 ^{aA}	0,92 ^{aA}	1,83 ^{bA}	0,34 ^{aB}	0,45 ^{aB}	1,47 ^{bB}	0,32 ^{aB}	0,45 ^{aB}	1,71 ^{bAB}	0,36
C22 : 5 n-3	1,70 ^{aA}	2,47 ^{bA}	3,75 ^{cA}	0,67 ^{aB}	1,38 ^{bB}	2,63 ^{cB}	0,47 ^{aB}	1,10 ^{bB}	2,63 ^{cB}	0,60
C22 : 6 n-3	0,15 ^a	0,15 ^a	0,42 ^{bA}	0,08 ^a	0,10 ^a	0,23 ^{bB}	0,07 ^a	0,17 ^{ab}	0,28 ^{bB}	0,16
Somme	100	100	100	100	100	100	100	100	100	

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'une même race pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$), ^{A,B,C} : les données d'une même rangée et d'un même muscle pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$). AGS : acide gras saturé ; AGI : acide gras insaturé ; AGMI : acide gras monoinsaturé ; AGPI : acide gras polyinsaturé.

Tableau X. Effets du régime alimentaire, de la race et du muscle sur le profil musculaire en acides gras (mg/100 g de muscle) de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			Muscle			RSD	Niveau de signification			
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA	LT	RA	ST		Régime	Race	Muscle	Interaction race x muscle
n	54	54	36	36	36	36	36	36					
AGS	448,34	401,62	182,95 ^a	459,54 ^b	632,45 ^c	654,32 ^a	396,39 ^b	224,23 ^c	157,07		***	***	**
AGI	569,96	532,91	298,16 ^a	591,53 ^b	764,61 ^c	787,26 ^a	500,61 ^b	366,43 ^c	156,63		***	***	***
AGMI	396,14	352,07	118,07 ^a	414,62 ^b	589,62 ^c	595,9 ^a	330,26 ^b	196,15 ^c	148,50		***	***	***
AGPI	173,83	180,84	180,10	176,91	174,99	191,36 ^a	170,35 ^b	170,29 ^b	17,00	+		***	*
AGPI/AGS	0,67	0,72	1,12 ^a	0,54 ^b	0,42 ^b	0,44 ^a	0,65 ^b	0,99 ^c	0,22		***	***	
n-6	141,58	149,88	153,22 ^a	146,31 ^a	137,66 ^b	158,79 ^a	143,37 ^b	135,03 ^c	14,61	*	**	***	+
n-3	32,24	30,96	26,88 ^a	30,60 ^b	37,33 ^c	32,56 ^a	26,98 ^b	35,26 ^c	3,27		***	***	**
n-6/n-3	4,59	5,07	5,91 ^a	4,89 ^b	3,70 ^c	5,12 ^a	5,50 ^b	3,88 ^c	0,41	**	***	***	+
C18 : 2 n-6/C18 : 3 n-3	8,85	10,33	12,49 ^a	9,25 ^b	7,03 ^c	8,62 ^a	11,02 ^b	9,13 ^a	1,22	**	***	***	**
AGS													
C14 : 0	19,04	16,42	4,40 ^a	19,65 ^b	29,14 ^c	27,70 ^a	18,31 ^b	7,17 ^c	8,97		***	***	***
C16 : 0	244,51	213,92	88,69 ^a	251,38 ^b	347,59 ^c	334,52 ^a	222,48 ^b	128,67 ^c	89,60		***	***	***
C18 : 0	182,95	169,53	89,10 ^a	186,64 ^b	252,98 ^c	286,59 ^a	154,47 ^b	87,66 ^c	59,68		***	***	***
C20 : 0	0,91	0,82	0,17 ^a	0,91 ^b	1,51 ^c	1,74 ^a	0,68 ^b	0,17 ^c	0,60		***	***	***
C22 : 0	0,88	0,92	0,58 ^a	0,89 ^{ab}	1,23 ^b	1,69 ^a	0,45 ^b	0,56 ^b	0,65		**	***	+
AGMI													
C14 : 1	5,49	4,81	1,55 ^a	5,55 ^b	8,36 ^c	4,55 ^a	7,10 ^b	3,82 ^a	3,27		***	***	
C16 : 1	23,34	21,06	5,50 ^a	26,51 ^{ab}	34,24 ^b	32,15 ^a	22,13 ^b	12,31 ^c	10,55		***	***	+
C18 : 1n-9/7	366,07	325,04	110,96 ^a	381,25 ^b	544,44 ^c	556,93 ^a	300,10 ^b	179,63 ^c	134,93		***	***	***
C20 : 1 n-9	1,24	1,16	0,04 ^a	1,31 ^b	2,25 ^c	2,28 ^a	0,94 ^b	0,38 ^c	0,70		***	***	***
AGPI n-6													
C18 : 2 n-6	102,46	108,99	109,83	105,50	101,85	121,15 ^a	103,94 ^b	92,09 ^c	11,78	*	+	***	*
C20 : 2 n-6	1,38	1,27	0,77 ^a	1,46 ^b	1,75 ^b	1,99 ^a	1,04 ^b	0,94 ^b	0,58		***	***	*
C20 : 3 n-6	7,26	7,61	8,17 ^a	7,30 ^b	6,85 ^b	7,26 ^a	7,18 ^a	7,87 ^b	0,88		*	**	
C20 : 4 n-6	27,70	29,06	31,37 ^a	28,93 ^b	24,84 ^c	25,34 ^a	28,46 ^b	31,34 ^c	2,89		***	***	
C22 : 4 n-6	2,99	2,94	3,08	3,14	2,68	3,15 ^a	2,96 ^b	2,78 ^b	0,39			***	
AGPI n-3													
C18 : 3 n-3	13,02	11,83	9,14 ^a	12,14 ^b	16,00 ^c	16,36 ^a	10,50 ^b	10,42 ^b	2,94	+	***	***	***
C20 : 5 n-3	5,86	6,13	5,16 ^a	5,57 ^a	7,26 ^b	5,39 ^a	4,11 ^b	8,47 ^c	0,81		***	***	*
C22 : 5 n-3	12,27	11,92	11,59 ^a	11,83 ^a	12,88 ^b	10,10 ^a	11,35 ^b	14,84 ^c	1,10		*	***	
C22 : 6 n-3	1,12	1,21	1,00 ^a	1,06 ^a	1,44 ^b	1,18 ^a	0,81 ^b	1,51 ^c	0,66		*	***	

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes (P < 0,05) ; + : P < 0,1, * : P < 0,05, ** : P < 0,01, *** : P < 0,001 ; BB : Blanc Bleu

Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; LT : *Longissimus thoracis*, RA : *Rectus abdominis*, ST : *Semitendinosus*. AGS : acide gras saturé ; AGI : acide gras insaturé ; AGMI : acide gras monoinsaturé ; AGPI : acide gras polyinsaturé.

Tableau XI. Profil musculaire en acides gras (mg/100 g de muscle) des muscles *Longissimus thoracis* (LT), *Rectus abdominis* (RA) et *Semitendinosus* (ST) chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

	BB			LIM			AA			RSD
	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	
n	12	12	12	12	12	12	12	12	12	
AGS	244,08 ^A	175,43 ^A	129,33	689,40 ^{aB}	427,5 ^{bB}	261,74 ^b	1029,48 ^{aC}	586,26 ^{bB}	281,62 ^c	157,07
AGI	355,10 ^A	283,27 ^A	256,11	818,44 ^{aB}	536,73 ^{bB}	419,43 ^b	1188,25 ^{aC}	681,84 ^{bB}	423,76 ^c	156,63
AGMI	173,63 ^A	106,41 ^A	74,16 ^A	626,86 ^{aB}	367,65 ^{bB}	249,36 ^{bAB}	987,22 ^{aC}	516,72 ^{bB}	264,93 ^{cB}	148,50
AGPI	181,48 ^A	176,85	181,96 ^A	191,58 ^{aAB}	169,08 ^b	170,07 ^{bAB}	201,02 ^{aB}	165,12 ^b	158,83 ^{bB}	17,00
AGPI/AGS	0,80 ^{aA}	1,12 ^{bA}	1,43 ^{cA}	0,30 ^{aB}	0,50 ^{aB}	0,83 ^{bB}	0,22 ^{aB}	0,33 ^{aB}	0,71 ^{bB}	0,22
n-6	156,56	153,97 ^A	149,12 ^A	160,16 ^a	143,17 ^{bAB}	135,61 ^{bAB}	159,66 ^a	132,97 ^{bB}	120,34 ^{bB}	14,61
n-3	24,91 ^{aA}	22,88 ^{aA}	32,84 ^{bA}	31,42 ^{aB}	25,92 ^{aB}	34,46 ^{aA}	41,36 ^{aC}	32,15 ^{bB}	38,49 ^{aB}	3,27
n-6/n-3	6,40 ^{aA}	6,77 ^{aA}	4,57 ^{bA}	5,15 ^{aB}	5,56 ^{aB}	3,95 ^{bA}	3,82 ^{aC}	4,17 ^{aC}	3,12 ^{bB}	0,41
C18 : 2 n-6/C18 : 3 n-3	12,09 ^{aA}	14,97 ^{bA}	10,41 ^{aA}	7,92 ^{aB}	10,48 ^{bB}	9,37 ^{abA}	5,85 ^C	7,63 ^C	7,61 ^B	1,22
AGS										
C14 : 0	6,86 ^A	4,69 ^A	1,64	28,98 ^{aB}	20,03 ^{abB}	9,95 ^b	47,27 ^{aC}	30,21 ^{bB}	9,93 ^c	8,97
C16 : 0	111,25 ^A	85,76 ^A	69,06	356,77 ^{aB}	245,08 ^{abB}	152,3 ^b	541,53 ^{aC}	336,6 ^{bB}	164,64 ^c	89,60
C18 : 0	124,61 ^A	84,51 ^A	58,19	299,9 ^{aB}	161,29 ^{bB}	98,71 ^b	435,27 ^{aC}	217,61 ^{bB}	106,07 ^c	59,68
C20 : 0	0,38 ^A	0,14 ^A	0,00	1,88 ^{aB}	0,67 ^{aB}	0,17 ^b	2,96 ^{aC}	1,23 ^{bB}	0,35 ^c	0,60
C22 : 0	0,98 ^A	0,32	0,44	1,59 ^{aA}	0,43 ^b	0,60 ^b	2,45 ^{aB}	0,61 ^b	0,63 ^b	0,65
AGMI										
C14 : 1	0,60 ^A	2,54 ^A	1,52	4,66 ^B	7,37 ^B	4,61	8,38 ^{abB}	11,37 ^{aC}	5,32 ^b	3,27
C16 : 1	7,89 ^A	5,25 ^A	3,38	35,95 ^{aB}	26,50 ^{abB}	17,08 ^b	52,62 ^{aC}	34,64 ^{bB}	16,47 ^c	10,55
C18 : 1 n-9/7	165,02 ^A	98,62 ^A	69,25 ^A	583,69 ^{aB}	332,87 ^{bB}	227,21 ^{bAB}	922,09 ^{aC}	468,79 ^{bB}	242,45 ^{cB}	134,93
C20 : 1 n-9	0,13 ^A	0,00 ^A	0,00	2,56 ^{aB}	0,91 ^{bB}	0,46 ^b	4,13 ^{aC}	1,92 ^{bC}	0,69 ^c	0,70
AGPI n-6										
C18 : 2 n-6	116,34 ^a	109,86 ^{ab}	103,3 ^{bA}	121,66 ^a	103,52 ^b	91,31 ^{bAB}	125,46 ^a	98,42 ^b	81,67 ^{cB}	11,78
C20 : 2 n-6	0,99 ^A	0,60 ^A	0,71	2,28 ^{aB}	1,02 ^{bAB}	1,07 ^b	2,72 ^{aB}	1,49 ^{bB}	1,05 ^b	0,58
C20 : 3 n-6	7,77	7,96	8,79 ^A	7,18	6,88	7,83 ^{AB}	6,85	6,70	6,99 ^B	0,88
C20 : 4 n-6	28,45 ^A	32,53 ^A	33,14 ^A	25,66 ^{aAB}	28,46 ^{abAB}	32,66 ^{bAB}	21,91 ^{aB}	24,97 ^{abB}	28,21 ^{bB}	2,89
C22 : 4 n-6	3,02	3,02	3,19	3,39	3,28	2,75	3,04	2,58	2,42	0,39
AGPI n-3										
C18 : 3 n-3	9,93 ^A	7,46 ^A	10,02	15,76 ^{aB}	10,50 ^{bB}	10,16 ^b	23,38 ^{aC}	13,54 ^{bC}	11,07 ^b	2,94
C20 : 5 n-3	4,42 ^{aA}	4,04 ^{aAB}	7,01 ^{bA}	4,84 ^{aA}	3,54 ^{bA}	8,31 ^{cB}	6,91 ^{aB}	4,74 ^{bB}	10,14 ^{cC}	0,81
C22 : 5 n-3	9,81 ^a	10,73 ^a	14,23 ^b	9,69 ^a	11,14 ^a	14,66 ^b	10,80 ^a	12,19 ^a	15,64 ^b	1,10
C22 : 6 n-3	0,76 ^{aA}	0,66 ^a	1,58 ^b	1,12 ^{abAB}	0,73 ^a	1,33 ^b	1,65 ^B	1,04	1,63	0,66

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'une même race pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$), ^{A,B,C} : les données d'une même rangée et d'un même muscle pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$). AGS : acide gras saturé ; AGI : acide gras insaturé ; AGMI : acide gras monoinsaturé ; AGPI : acide gras polyinsaturé.

Tableau XII. Effets du régime alimentaire et de la race sur la qualité de la viande au sein du muscle *Longissimus thoracis* de jeunes taurillons en croissance-engraissement

	Régime		Race			RSD	Niveau de signification		
	Pulpes	Céréales	BB	LIM	AA		Régime	Race	Interaction
n	18	18	12	12	12				
Température (°C)									
1 h <i>post mortem</i>	36,3	36,1	36,5 ^a	37,4 ^a	34,7 ^b	1,52		***	
2 h <i>post mortem</i>	31,0	31,1	30,5 ^a	32,6 ^b	30,0 ^a	2,50		*	
4 h <i>post mortem</i>	23,0	23,6	22,8	24,5	22,6	3,01			
pH									
1 h <i>post mortem</i>	6,76	6,78	6,75	6,78	6,79	0,10			
2 h <i>post mortem</i>	6,54	6,51	6,46	6,54	6,57	0,16			
4 h <i>post mortem</i>	6,24	6,23	6,22	6,21	6,27	0,24			
48 h <i>post mortem</i>	5,51	5,47	5,52	5,47	5,48	0,07	+		
Jour 2 (j2)									
L*	39,9	39,5	41,9 ^a	39,7 ^b	37,4 ^c	2,42		***	
a*	16,2	16,7	15,0 ^a	16,8 ^b	17,6 ^b	1,41		***	
Pertes de jus à la cuisson (%)	33,1	31,6	31,2 ^a	32,1 ^a	33,8 ^b	1,96	*	**	
WBPSF (N)	52,7	44,4	48,0	52,2	45,6	12,03	*		*
Jour 8 (j8)									
L*	41,5	41,8	44,2 ^a	41,8 ^b	39,1 ^c	2,66		***	
a*	16,3	17,1	17,7 ^a	16,8 ^{ab}	15,5 ^b	1,98		*	
Pertes de jus par écoulement (%)	2,6	2,8	3,4 ^a	2,7 ^b	2,0 ^c	0,76		***	
Pertes de jus à la cuisson (%)	31,2	30,9	29,3 ^a	30,8 ^a	33,1 ^b	2,20		***	
WBPSF (N)	34,6	29,0	29,4	34,2	31,7	5,78	**		
Différences entre j8 et j2									
L*	1,7	2,3	2,2	2,0	1,7	1,17			
a*	0,0	0,4	2,7 ^a	0,1 ^b	-2,1 ^c	1,91		***	
WBPSF (N)	-18,2	-15,4	-18,6	-18,0	-13,8	10,68			*

^{a,b,c} : les données d'une même rangée et d'un même effet pourvues d'exposants différents sont significativement différentes ($P < 0,05$) ; + : $P < 0,1$, * : $P < 0,05$, ** : $P < 0,01$,

*** : $P < 0,001$; BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; WBPSF : *Warner-Bratzler peak shear force*.

Figure 1. Evolution du poids vif de taurillons de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA) au cours de la période d'engraissement

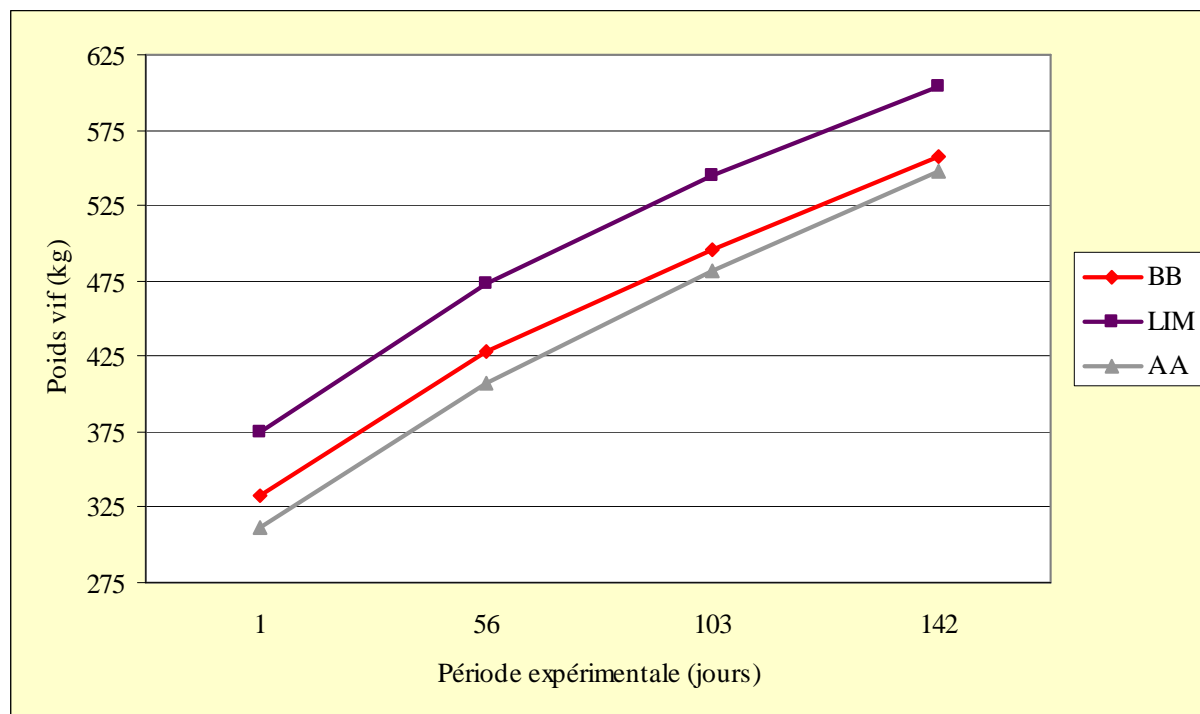


Figure 2. Teneurs intramusculaires en lipides totaux (g/100 g muscle) des muscles *Longissimus thoracis* (LT), *Rectus abdominis* (RA) et *Semitendinosus* (ST) chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

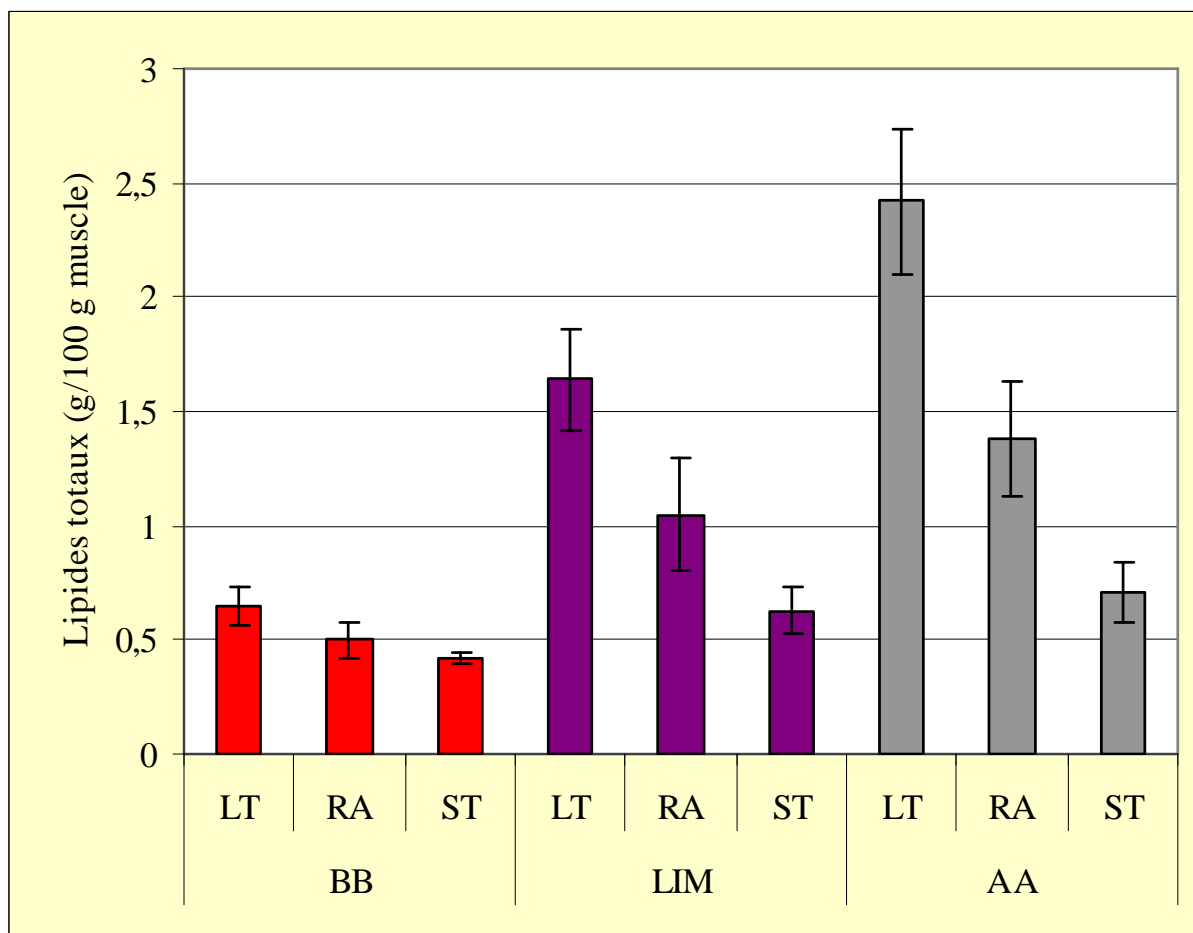


Figure 3. Teneurs en acides gras saturés (AGS), monoinsaturés (AGMI) et polyinsaturés (AGPI) (g/100 g muscle) du muscle *Longissimus thoracis* chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

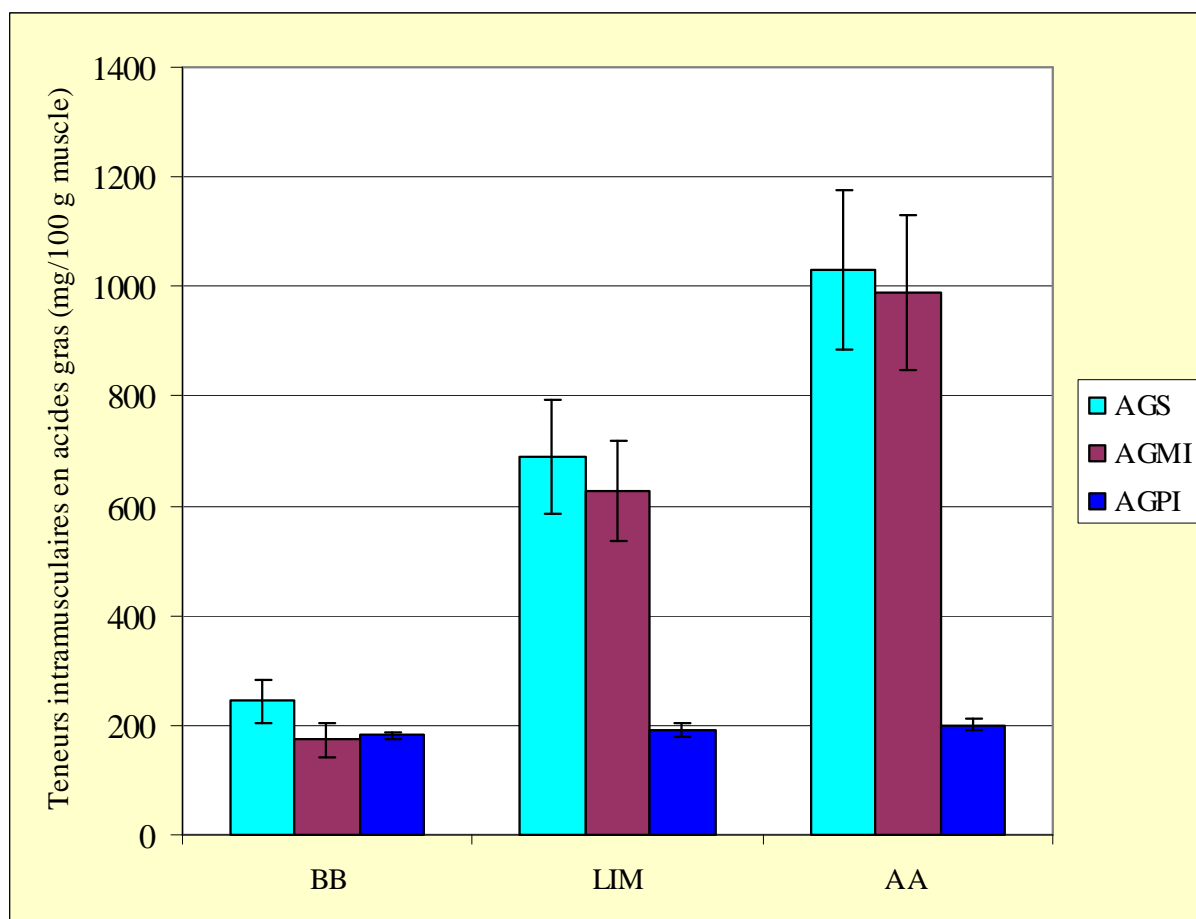


Figure 4. Différences de luminosité (L^*) et de teinte rouge (a^*) entre le jour 8 et le jour 2 au sein de la viande de jeunes taurillons en croissance-engraissement de races Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

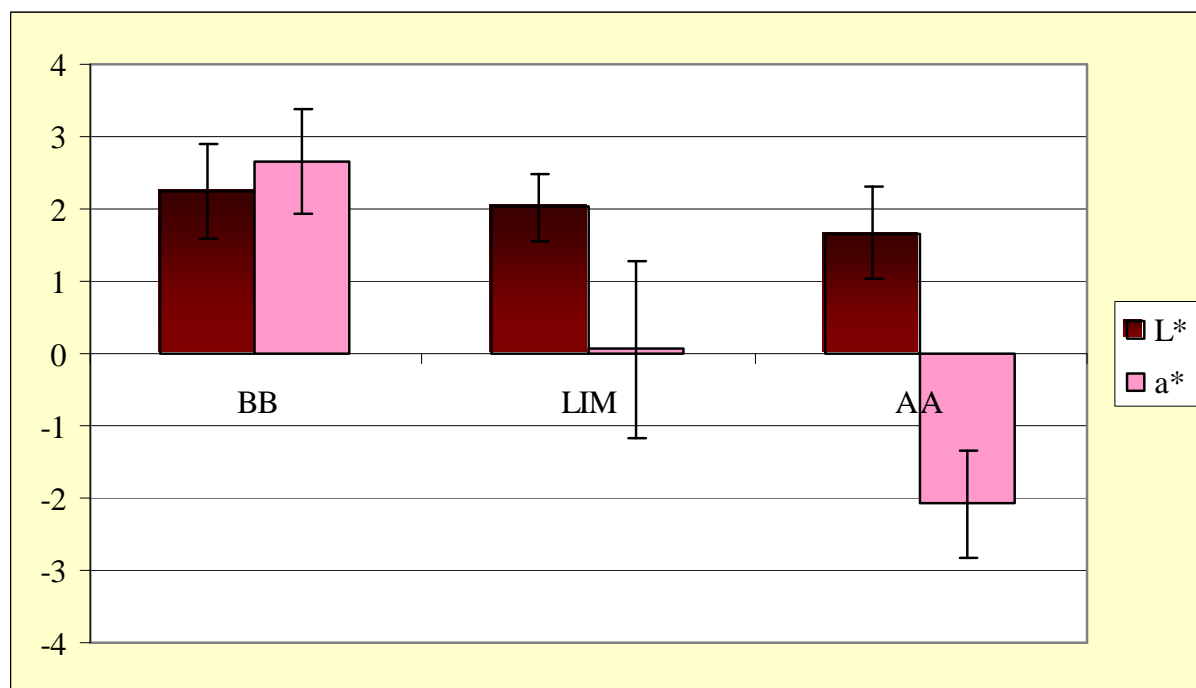
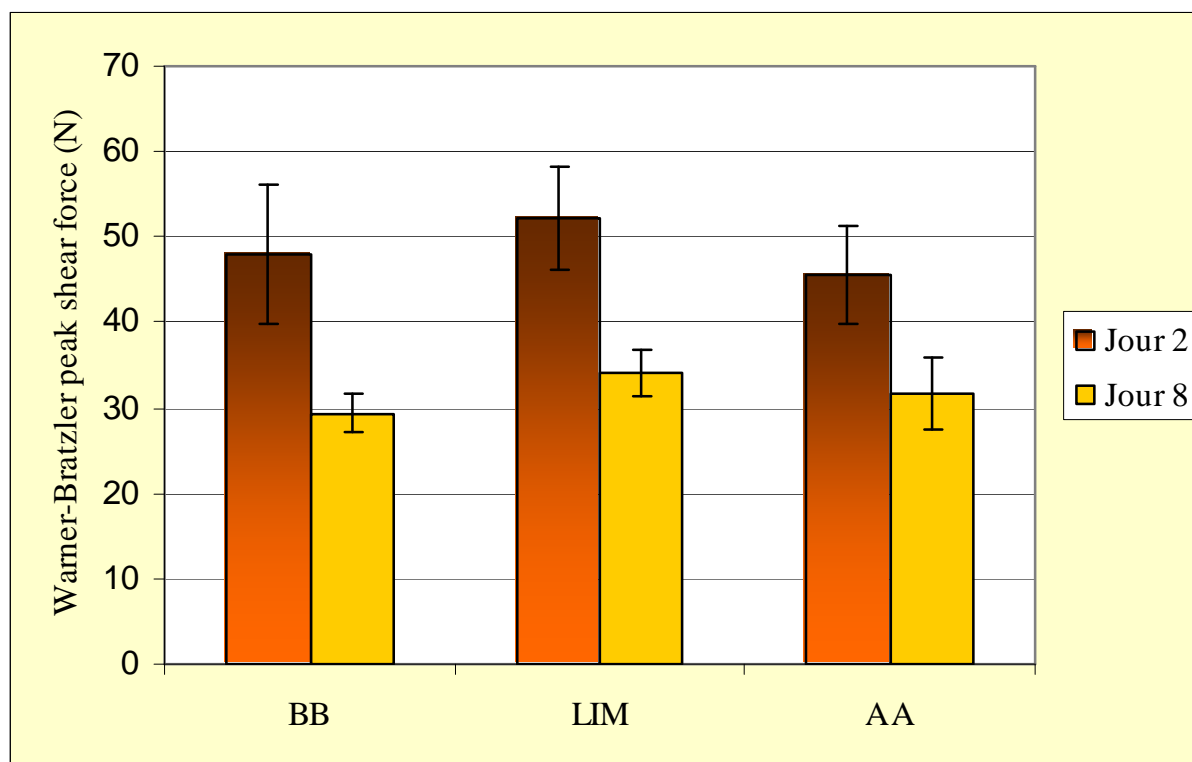


Figure 5. Comparaison de la *Warner-Bratzler peak shear force* (N) aux jours 2 et 8 mesurée dans le muscle *Longissimus thoracis* cuit de jeunes taurillons en croissance-engraissement de races Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)



IV. Discussion générale

IV.1. Performances zootechniques

Les similitudes entre les deux régimes sur le plan des caractéristiques nutritionnelles (1,00 et 1,05 KVEM/kg de MS pour les régimes « pulpes séchées » et « céréales » respectivement, 16 % de protéines brutes) et alimentaires (mêmes matières premières et donc mêmes composants chimiques) sont vraisemblablement responsables de l'absence d'effet du régime sur les performances zootechniques.

Il existe dans la littérature relativement peu de données comparant les performances zootechniques de bovins viandeux en race pure à l'engraissement. Ces performances sont de plus largement influencées par le management des animaux et donc, par les conditions expérimentales. Il convient donc d'être prudent lors de comparaisons d'une étude à une autre.

Les taurillons BB culards se sont distingués par des ingestions alimentaires journalières plus faibles que celles des deux autres races. Les sujets culards sont en effet pourvus d'une capacité d'ingestion réduite, liée à la réduction du poids de leur tractus digestif (Ansay et Hanset, 1979 ; Istasse *et al.*, 1990). Sur la durée totale d'engraissement, cet avantage s'est traduit, par taurillon, par une économie de 80 et 128 kg de MS par rapport aux LIM et aux AA respectivement. L'indice de consommation, en moyenne de 6 kg de MS/kg de gain, n'a cependant pas été significativement différent entre les trois races — bien que l'on puisse constater une valeur légèrement plus faible chez les BB. En conditions intensives similaires, Clinquart et collaborateurs (1995) ont rapporté des indices de consommation de 5,56 et 6,26 kg de MS/kg de gain chez des BB culards et mixtes respectivement. Cozzi et collaborateurs (2005) ont, quant à eux, observé un indice de consommation de 6,34 kg de MS/kg de gain chez des taurillons LIM recevant un régime d'engraissement à base d'ensilage de maïs. Bonaïti et collaborateurs (1988a) ont par contre rapporté des valeurs de 9,5 kg de MS/kg de gain chez des taurillons LIM recevant un régime composé de 70 % de luzerne déshydratée et de 30 % de pulpes de betteraves. Ceci indique que, lors de l'utilisation de régime riche en concentrés, les animaux peuvent présenter une efficacité alimentaire élevée, indépendamment de la race. Plusieurs facteurs ont été invoqués pour expliquer l'efficacité alimentaire élevée des taurillons BB culards. Ceux-ci seraient tout d'abord caractérisés par des besoins en énergie de maintenance plus faibles, la réduction du poids des organes internes, dont le métabolisme énergétique est élevé, n'étant vraisemblablement pas compensée par l'augmentation pondérale importante des masses musculaires (*cfr.* Clinquart, 1997). Cependant, la nature des gains de poids réalisés par ces animaux expliquerait principalement leur

meilleure efficacité alimentaire (Clinkart *et al.*, 1998). Les BB culards se distinguent en effet par un dépôt exacerbé de protéines — donc associé à une proportion élevée d'eau — et moindre de graisse. D'après Trenkle et Marple (1983), les coûts énergétiques totaux des dépôts de graisse ou de protéines (contenu énergétique du tissu et pertes de chaleur associées au gain de tissu) sont similaires et s'élèvent à environ 12,7 Mcal/kg (9,4 + 3,4 pour la graisse et 5,6 + 7,0 Mcal/kg pour les protéines). Cependant, le dépôt de protéines étant associé à un dépôt d'eau important, le coût énergétique d'un gain de tissu maigre est nettement inférieur à celui d'un gain identique de tissu très riche en matière grasse. Les dépôts tissulaires des BB étant associés à des dépôts d'eau importants, l'efficacité alimentaire de ces animaux, c'est-à-dire le *ratio* entre la MS ingérée et le gain de poids vif, est donc meilleure. Par contre, il est vraisemblable que l'efficacité alimentaire exprimée en termes de kg de MS ingérée/kg de gain de MS soit similaire entre les races, étant donné que les dépôts des AA ont été associés à davantage de MS que ceux des BB, mais que leurs ingestions alimentaires ont été plus élevées également. Selon la même logique, l'efficacité énergétique (kcal ingérées par kcal déposées) est vraisemblablement en défaveur de la race BB.

En production intensive de viande bovine, plus particulièrement chez des taurillons issus de races à maturation tardive telles que les LIM et les BB, les gains quotidiens moyens atteignent généralement 1,4 à 1,6 kg/j (Bouqué *et al.*, 1992). Clinkart et collaborateurs (1991 ; 1995), ainsi que Dufrasne et collaborateurs (1995) ont ainsi rapporté, chez des taurillons BB culards à l'engrais en conditions expérimentales similaires, des gains quotidiens moyens proches de 1,5 kg/j. Les données publiées dans la littérature relatives aux LIM et aux AA font souvent références à des régimes contenant des proportions importantes de fourrages. Dans ces conditions, des gains quotidiens moyens de 1,10 kg/j ont été rapportés par Bonaïti et collaborateurs (1988a) pour la période 15-18 mois chez des taurillons LIM recevant un régime composé de luzerne déshydratée (70 %) et de pulpes de betteraves (30 %). De même, Cozzi et collaborateurs (2005) ont observé des gains quotidiens moyens de 1,39 kg/j chez des taurillons LIM à l'engrais nourris à l'ensilage de maïs. Avec un régime plus riche en concentrés, Sinclair et collaborateurs (2001) ont observé, chez des boeufs AA, des gains quotidiens moyens de 1,03 kg/j. Engle et Spears (2004) ont, quant à eux, rapporté des valeurs de 1,5 kg/j chez des boeufs AA recevant un régime concentré à base de maïs. Dans la présente étude, des gains quotidiens moyens aussi élevés que 1,62 kg/j chez les LIM et 1,66 kg/j chez les AA indiquent que le potentiel de développement en période de croissance-engraissement peut être élevé lorsque des régimes riches en concentrés sont offerts, et ce, à la fois pour des bovins viandeux à maturation relativement tardive tels que les LIM, que pour des bovins viandeux à maturation précoce tels que les AA. Ceci se confirme d'ailleurs par l'allure des courbes d'évolution des poids vif au cours de la période d'engraissement. Bien que les différences soient non significatives, les taurillons BB culards ont été caractérisés par les gains quotidiens moyens les plus faibles. Lors de comparaisons de BB culards et mixtes, il a été montré que les culards pouvaient produire des gains similaires à ceux des mixtes lors de distribution de rations à hautes densités énergétique et protéique (Clinkart *et al.*, 1998). Dans notre étude, bien

que l'indice de transformation ait été en faveur des BB pour les raisons évoquées ci-dessus, leur faible capacité d'ingestion les a désavantagés et a été responsable de gains quotidiens moyens plus faibles.

IV.2. Données d'abattage et composition de la carcasse

La tendance à induire un rendement de carcasse plus faible pour le régime à base de pulpes séchées est vraisemblablement due aux propriétés physico-chimiques des pulpes. Etant donné leur contenu élevé en fibres solubles, les pulpes séchées favorisent en effet une plus grande rétention d'eau au niveau du rumen. Le fait que les animaux n'aient pas été mis à jeûn avant l'abattage explique donc vraisemblablement ces différences.

Les rendements observés dans la présente étude — 65,2, 60,7 et 55,0 % chez les BB, LIM et AA respectivement — sont relativement similaires à ceux donnés dans la littérature. Ainsi, Clinquart et collaborateurs (1998) ont rapporté, pour un effectif de huit groupes de taurillons BB culards totalisant 220 animaux, un rendement moyen de 66,5 % pour un poids moyen de 582 kg à l'abattage. Bonaïti et collaborateurs (1988b) ont quant à eux rapporté, chez des taurillons LIM d'un poids moyen de 617 kg, un rendement de 59,1 %. De même, Cozzi et collaborateurs (2005) ont décrit un rendement de 62,6 % chez des taurillons LIM d'un poids moyen de 622 kg. Chez des bœufs AA, Engle et Spears (2004) ont observé un rendement de 59,0 % pour un poids moyen de 572 kg, alors que Sinclair et collaborateurs (2001) ont décrit un rendement de 54,8 % pour un poids d'abattage de 557 kg. Enfin, Sanudo et collaborateurs (2004) ont obtenu des valeurs de 64,6 et 57,3 % chez des taurillons LIM et AA respectivement. Il est utile de rappeler ici qu'il faut rester prudent lors de comparaisons d'études, en raison des conditions et des méthodes expérimentales parfois différentes. Ainsi, le rendement à l'abattage est généralement déterminé par le rapport du poids de la carcasse chaude sur le poids d'abattage. Cependant, dans certains cas, le poids de la carcasse froide est pris en compte dans le calcul, ce qui a pour effet une sous-estimation du rendement (Clinquart, 1997). Par ailleurs, dans certaines études — comme par exemple celle de Engle et Spears (2004) — les animaux sont abattus après un jeûne plus ou moins prolongé, ce qui peut induire une sur-estimation du rendement. Le rendement élevé des taurillons BB culards, expliqué d'une part, par l'hypertrophie de leur tissu musculaire, et d'autre part, par l'hypotrophie de leur tractus digestif, des reins, de la rate et de la peau (Hanset et Ansay, 1972 ; Ansay et Hanset, 1979 ; Istasse *et al.*, 1990), constitue indéniablement un avantage très important en terme de stratégie de production de viande car, *in fine*, la valeur d'un animal est déterminée à partir de son potentiel de production de viande maigre.

La carcasse des taurillons BB culards a été caractérisée par une teneur en muscles très élevée (77,5 % vs 67,6 et 62,2 % pour les LIM et les AA respectivement) et, inversement, par une teneur en tissu conjonctivo-adipeux faible (10,2 % vs 18,7 et 23,6 % pour les LIM et les AA respectivement). En

utilisant la méthode du tricostal pour l'estimation de la composition de la carcasse, Clinquart et collaborateurs (1994) ont rapporté des résultats similaires chez des taurillons BB culards en croissance-engraissement (74,7, 11,6 et 13,7 % de muscles, de tissu conjonctico-adipeux et d'os respectivement). Bonaïti et collaborateurs (1988b) ont rapporté, pour des taurillons LIM de 18 mois, des proportions respectives de muscles, de tissu conjonctivo-adipeux et d'os dans la carcasse, de 75,2, 12,0 et 12,8 %. Ces résultats d'estimation de composition de carcasses ont cependant été obtenus à partir de la composition d'un morceau monocostal prélevé au niveau de la 11^e côte, selon la méthode décrite par Robelin et Geay (1975), ce qui limite la pertinence d'une comparaison entre ces données et celles de la présente expérience. Il en va de même vis-à-vis des résultats obtenus par Sanudo et collaborateurs (2004), qui ont étudié les caractéristiques des carcasses de taurillons LIM et AA, et qui ont exprimé la composition tissulaire en % du poids du segment monocostal 6 (proportions respectives de muscles, de tissu conjonctivo-adipeux et d'os dans le segment monocostal de 71,8 vs 60,4 %, 13,2 vs 23,0 % et 15,0 vs 16,6 % chez les LIM et les AA respectivement).

Selon Van de Voorde et Verbeke (1983), le produit du rendement d'abattage par la proportion de muscles dans la carcasse détermine le « coefficient de production de viande ». Chez des taurillons BB mixtes et culards, ce coefficient a été respectivement estimé à 38,7 et 49,7 %, ce qui se traduit, pour un poids moyen à l'abattage de 572 kg, par une différence de production de viande maigre de plus de 60 kg à l'avantage du culard (Clinquart *et al.*, 1998). Similairement, Berg et collaborateurs (1978) ont rapporté un coefficient de production de viande de 39 % chez des culards de race LIM. Dans la présente étude, les coefficients de production de viande des taurillons BB, LIM et AA ont été respectivement de 50,5, 41,0 et 34,2 %. Ceci se traduit, pour un poids moyen d'abattage de 552 kg, par une différence de production de viande maigre à l'avantage du culard de 52 kg par rapport aux LIM et de 90 kg par rapport aux AA (279 kg de viande maigre pour les BB vs 227 et 189 kg pour les LIM et les AA respectivement). Des calculs similaires peuvent être effectués pour le tissu adipeux. Les coefficients de production de graisse se sont ainsi élevés à 6,7, 11,4 et 13 %, pour les BB, les LIM et les AA respectivement. En terme de valeurs relatives, cela signifie que les LIM sont caractérisés par un coefficient de production de viande égal à 81 % de celui des BB culards, mais par un coefficient de production de graisse équivalant à 170 % de celui des BB. Pour les AA, ces écarts sont encore plus prononcés, puisque les valeurs correspondantes sont de 68 et 194 %. La variation relative de la quantité de tissu adipeux au sein des trois races dépasse donc de loin celle de tissu musculaire. Par conséquent, l'hypotrophie du tissu adipeux des taurillons BB culards est bien plus prononcée encore que l'hypertrophie de leur tissu musculaire. Ce dernier point a d'ailleurs déjà été observé par Hocquette et collaborateurs (1999) dans une comparaison de taurillons BB normaux et culards, ainsi que par Clinquart et collaborateurs (1998) chez des taurillons BB mixtes et culards.

IV.3. Composition chimique musculaire

L'absence d'effet du régime sur les teneurs intramusculaires en lipides totaux était inattendue. Un régime à base de pulpes séchées oriente en effet les fermentations ruminales vers la production d'acétate, alors qu'un régime à base de céréales orientent les fermentations vers la production de propionate (van Eenae *et al.*, 1990), métabolite presque intégralement transformé en glucose au niveau hépatique (Hocquette et Bauchart, 1999). Par ailleurs, certaines céréales, telles que le maïs, sont pourvues d'un amidon relativement peu dégradé au niveau ruminal, mais qui subit à hauteur de l'intestin grêle une digestion enzymatique dont le métabolite final est le glucose (Mayombo *et al.*, 1997 ; Seal et Parker, 2000). Certains auteurs ont suggéré que des rations alimentaires maximisant la disponibilité du glucose pourraient augmenter préférentiellement la lipogenèse intramusculaire (Pethick *et al.*, 2004). Une augmentation de la disponibilité du glucose et du propionate devrait en effet promouvoir la production d'insuline (Istasse *et al.*, 1987), hormone connue pour stimuler la lipogenèse (Pethick *et al.*, 2004). Par ailleurs, il semblerait que chez le ruminant, les adipocytes intramusculaires utilisent préférentiellement le glucose comme précurseur pour la synthèse des acides gras, alors que les tissus adipeux sous-cutanés montrent une préférence pour l'acétate (Smith et Crouse, 1984 ; Hocquette *et al.*, 2005b). Par conséquent, dans notre étude, le régime à base de céréales, contenant 25 % d'orge et 25 % de maïs, aurait dû conduire à une augmentation de la synthèse intramusculaire d'acides gras et donc, à une augmentation des teneurs intramusculaires en lipides totaux. L'absence d'effet du régime doit vraisemblablement être attribué aux trop grandes similitudes entre les deux régimes utilisés — mêmes ingrédients et différences modérées de proportions d'incorporation —.

Une influence significative de la race sur les teneurs en protéines brutes exprimées dans la MS au sein du muscle LT a été constatée, en faveur des animaux BB culards. Des différences relatives de 4,7 et 9,0 % par rapport aux LIM et aux AA respectivement peuvent ainsi être relevées, à l'avantage du culard. Lors d'une étude comparant les muscles LT de taurillons BB culards, BB mixtes et Holstein à l'engrais, Clinquart et collaborateurs (1994) ont rapporté des teneurs en protéines brutes relativement similaires, et significativement supérieures chez les BB culards par rapport aux mixtes et aux Holstein (881, 817 et 764 g de protéines brutes/kg de MS chez les BB culards, mixtes et Holstein respectivement). Exprimés dans le muscle frais, les écarts entre BB, LIM et AA s'atténuent, les différences relatives respectives n'étant plus que de 1,1 et 3,4 % à l'avantage des culards, et perdent toute signification statistique. Si on se place à l'échelle du consommateur, et du point de vue strict de la teneur en protéines brutes, peu de différences existent donc entre les viandes issues de taurillons BB culards, LIM ou AA.

Les teneurs en lipides totaux ont été fortement influencées par la race — qu'elles soient exprimées en g/100 g de MS ou en g/100 g de muscle —, le BB étant caractérisé par la viande la plus maigre. De même, la localisation musculaire a été déterminante pour le niveau de gras intramusculaire, le muscle LT fournissant la viande la plus riche en graisse. Les teneurs intramusculaires en lipides totaux du muscle LT observées dans cette étude chez les taurillons BB culards (exprimées en g/100 g de muscle) sont très légèrement inférieures aux teneurs décrites par Clinquart et collaborateurs (1998), de Smet et collaborateurs (2000b) et Raes et collaborateurs (2003) (0,99, 0,88 et 0,87 % respectivement). Par rapport aux LIM et aux AA, les teneurs observées dans le LT des BB culards sont respectivement 2,5 et 3,7 fois inférieures. Il ne faut cependant pas exclure le fait que, dans notre étude, l'utilisation de régimes très riches en concentrés a probablement exacerbé le dépôt de graisse intramusculaire chez les AA, puisque le niveau énergétique de la ration est connu pour influencer le dépôt de gras, en particulier chez les races à maturation précoce (Brosh *et al.*, 1995). Ainsi, à l'inverse des différences entre les teneurs intramusculaires en protéines brutes, celles entre les teneurs intramusculaires en graisse constituent un élément susceptible d'être pris en considération à l'échelle du consommateur. Ce dernier point sera abordé ultérieurement plus en détails. Notons par ailleurs qu'à ce niveau, les animaux BB se sont caractérisés par des teneurs intramusculaires en lipides totaux relativement proches d'un muscle à l'autre (0,65 vs 0,42 g/100 g de muscle dans le LT et le ST respectivement), à l'inverse des AA (2,42 vs 0,71 g/100 g de muscle dans le LT et le ST respectivement). Par ailleurs, il est intéressant de remarquer que les teneurs en lipides totaux (en g/100 g de muscle) ont présenté une variabilité plus importante dans les muscles de l'AA que dans les muscles du BB. Le tableau I rapporte les écarts-types des teneurs intramusculaires en lipides totaux dans les trois muscles, pris séparément ou confondus, pour chaque race. Par conséquent, un consommateur de viande de BB a la garantie de manger des morceaux maigres, quel que soit le muscle ou l'animal considéré, alors que la viande issue d'AA pourrait être perçue comme « diététiquement moins prévisible », en particulier dans le contre-filet. Précisément, si l'on se place au niveau du consommateur, la viande de BB, avec ses teneurs en graisse très faibles, pourrait être perçue comme une viande manquant de flaveur. Une quantité minimale de graisse semble en effet souhaitable (Farmer, 1994), la flaveur de la viande augmentant de façon régulière pour des teneurs en lipides intramusculaires comprises entre 1 et 4 % (Denoyelle, 1995).

Enfin, signalons que le contenu intramusculaire en graisse dans le muscle LT augmente parallèlement au contenu en graisse de la carcasse ($r = 0,92$, $P < 0,001$) (figure 1). Ce dernier point avait déjà été constaté notamment par Demeyer et Doreau (1999), ainsi que par Fiems et collaborateurs (2000). Le même phénomène s'observe également dans les autres muscles, les relations étant toutefois moins étroites ($r = 0,70$, $P < 0,001$ et $r = 0,51$, $P < 0,01$ pour le RA et le ST, respectivement) (figures 2 et 3). Ces coefficients de corrélation plutôt élevés mettent en évidence la difficulté de pouvoir réduire la graisse de la carcasse sans diminuer le gras intramusculaire, ou, inversement, d'augmenter le gras intramusculaire sans augmenter la graisse de la carcasse (Fiems *et al.*, 2000).

IV.4. Caractéristiques métaboliques des fibres musculaires

Les fibres musculaires peuvent être classées sur base de leurs propriétés métaboliques, par mesure des activités des enzymes représentatives de leur métabolisme énergétique. Schématiquement, ce métabolisme fait intervenir deux grandes voies, celle de la transformation anaérobie du glucose, et celle du métabolisme énergétique aérobie (revue de Hocquette *et al.*, 1998). Les enzymes impliquées dans la transformation anaérobie du glucose investiguées dans cette étude ont été la PFK, appartenant à la voie de la glycolyse, et la LDH, enzyme responsable de la fermentation homolactique à partir du pyruvate (Hennen, 1995). Pour le métabolisme énergétique aérobie, les enzymes investiguées ont été la CS, qui catalyse de façon irréversible la condensation de l'acétyl-CoA et de l'oxaloacétate en citrate au sein du cycle de Krebs, ainsi que la COX, enzyme appartenant à la chaîne de transport des électrons et qui en assure la dernière étape, c'est-à-dire le transfert des électrons à l'accepteur final, l'oxygène (Hennen, 1995). La H-FABP, isoforme musculaire de la protéine de liaison des acides gras (Brandstetter *et al.*, 2002), a également été investiguée, de même que la LPL, enzyme responsable de l'hydrolyse des triacylglycérols circulants, et considérée comme un indicateur indirect du métabolisme aérobie (Hocquette *et al.*, 1998). Fréquemment dans la littérature, et ce, il est vrai de façon un peu abusive, ce sont les termes métabolismes « glycolytique » et « oxydatif » qui sont utilisés pour désigner respectivement la transformation anaérobie du glucose et le métabolisme énergétique aérobie. Etant donné leur utilisation courante par la plupart des auteurs ayant travaillé sur ce sujet, ils seront également employés ici.

Similairement au contenu intramusculaire en lipides, les caractéristiques métaboliques des fibres musculaires n'ont pas — ou très peu — été influencées par la nature du régime alimentaire. Le régime à base de céréales a quelque peu renforcé le métabolisme musculaire glycolytique, tandis qu'une tendance à l'augmentation de l'activité musculaire oxydative a été observée avec le régime à base de pulpes séchées. L'étude de l'effet de la nature du régime alimentaire sur les caractéristiques métaboliques des fibres musculaires reste néanmoins difficile, car souvent confondue avec une modification quantitative du niveau alimentaire ou du système de production. Ainsi, des bœufs de race charolaise âgés de 20 mois recevant un régime à base d'herbe pâturée présentent un métabolisme musculaire plus oxydatif que ceux alimentés à l'auge avec de l'ensilage de maïs apportant des niveaux d'énergie ingérée comparables (Jurie *et al.*, 1999). Ces différences peuvent être attribuées à la nature des produits terminaux de la digestion très différente entre les deux types de régime (acétate vs propionate), mais l'activité physique due aux déplacements dans le groupe de bœufs au pâturage, de même que la température extérieure, sont des facteurs dont la contribution doit encore être évaluée (Hocquette *et al.*, 2005a). Néanmoins, Listrat et collaborateurs (1999) ont décrit, chez des taurillons de race Salers, un métabolisme musculaire moins oxydatif dans le muscle ST des animaux recevant

un régime à base de foin par rapport à ceux recevant un régime à base d'ensilage d'herbe à un même niveau d'énergie ingérée (Listrat *et al.*, 1999).

La race, quant à elle, a fortement influencé les caractéristiques métaboliques des fibres musculaires. En considérant l'ensemble des paramètres mesurés, les taurillons AA se sont ainsi distingués par un métabolisme relativement oxydatif, alors que les BB ont présenté un métabolisme musculaire franchement plus glycolytique (figure 4). Les AA étant également caractérisés par des teneurs plus élevées en lipides intramusculaires, à l'opposé des BB pourvus de teneurs faibles, nos observations confirment celles de Gondret et collaborateurs (2001) et de Hocquette et collaborateurs (2003), à savoir que le dépôt intramusculaire de lipides est associé à un métabolisme musculaire plus oxydatif. Ceci peut, à priori, sembler paradoxal, puisque le catabolisme des acides gras devrait limiter leur dépôt. Il semblerait qu'en réalité, un turnover élevé des acides gras, caractéristique des muscles oxydatifs, favorise leur dépôt (Gondret *et al.*, 2001). Par contre, le dépôt intramusculaire de lipides ne semble pas être corrélé au potentiel de captage des triacylglycérols circulants, étant donné les activités similaires de la LPL dans les trois races. Ces dernières observations confirment ainsi celles de Hocquette et collaborateurs (2003), qui, lors d'une comparaison des muscles LT, RA et ST chez des bœufs LIM (faible niveau de persillé), AA et croisés Angus x Noire Japonaise (niveau de persillé élevé), avaient également constaté l'absence de relation entre l'activité de la LPL et le niveau de gras intramusculaire.

La comparaison des types de muscles a permis de montrer que le LT était métaboliquement « plus actif » — activités glycolytiques (LDH et PFK) et oxydatives (CS, COX et LPL) les plus élevées — à l'opposé du muscle ST (figure 5). Étant donné que le LT s'est aussi présenté comme le muscle le plus gras, et le ST comme le muscle le plus maigre, le dépôt de lipides intramusculaires a été le plus important au sein du muscle le plus métaboliquement actif. Les résultats observés ont néanmoins été quelque peu inattendus. En effet, les muscles continuellement actifs, tels que par exemple le diaphragme, le cœur et le masséter, sont dotés d'un métabolisme glycolytique faible, à l'inverse des muscles peu actifs tel que le peaucier (Talmant et Monin, 1986). Bien que n'étant pas aussi extrêmes l'un par rapport à l'autre, les trois muscles choisis dans notre étude se distinguent tout de même sur le plan fonctionnel : les muscles RA et LT sont davantage des muscles de posture, le muscle ST étant quant à lui plutôt impliqué dans le déplacement de l'animal, ce qui demande une sollicitation plus ponctuelle. Sur le plan métabolique, ces différences se reflètent par une activité oxydative plus marquée au sein des muscles RA et LT, et plus glycolytique au sein du muscle ST (Hocquette *et al.*, 2003 ; Jurie *et al.*, 2005). L'activité glycolytique faible observée au sein du muscle ST dans notre essai est donc en contradiction avec les données de la littérature. Remarquons tout de même que Monin et collaborateurs (1987), dans une étude chez le porc, ont également constaté une activité glycolytique plus faible au sein du muscle *Semimembranosus* par rapport au LT.

Les triacylglycérols présents au sein du tissu musculaire sont stockés d'une part dans les gouttelettes lipidiques des cellules musculaires, et d'autre part dans les adipocytes intramusculaires. Le contenu en graisse d'un muscle est quant à lui la résultante de trois phénomènes concomitants : le captage intravasculaire et la synthèse d'acides gras *de novo* d'une part, et la dégradation des triacylglycérols d'autre part. De nombreuses voies métaboliques au sein des adipocytes intramusculaires et des cellules musculaires elles-mêmes peuvent donc contribuer à la variabilité du contenu en graisse du muscle. Ces voies comprennent : la capacité du muscle à prélever les lipides plasmatiques *via* notamment l'activité de la LPL, la prise en charge intracytoplasmique des acides gras *via* les FABP, la capacité du muscle à synthétiser *de novo* des acides gras à partir de précurseurs carbonés et l'oxydation des acides gras au sein des mitochondries ou leur stockage dans les adipocytes intramusculaires *via* l'activité d'enzymes clés (Hocquette *et al.*, 1998). L'augmentation de la teneur en lipides intramusculaires serait ainsi associée à une augmentation de l'activité des voies de dépôt (captage des lipides circulants et synthèse *de novo*), de transport intracellulaire mais aussi d'utilisation (oxydation) des acides gras dans le muscle, et donc à une balance dépôt/dégradation en faveur du premier. Ainsi, les muscles qui possèdent le plus de lipides seraient ceux qui présentent un turnover des acides gras plus important et donc les muscles de type oxydatif présenteraient les teneurs en lipides intramusculaires les plus élevées (Gondret *et al.*, 2001). Il est intéressant de déterminer, au sein des différentes voies métaboliques pouvant contribuer à la variabilité du gras intramusculaire, quels sont les paramètres qui sont réellement liés à cette variabilité et donc, quels sont les indicateurs du persillé de la viande bovine.

Les adipocytes intramusculaires constituant le compartiment qui apporte la contribution la plus importante à la teneur lipidique totale du muscle, le nombre et le diamètre des adipocytes intramusculaires pourraient constituer de bons indicateurs du persillé de la viande (Cianzio *et al.*, 1985). Hocquette et collaborateurs (2003) ont précisément montré que chez des bœufs, le contenu en A-FABP — l'isoforme adipocytaire de la protéine de liaison des acides gras — était fortement lié au contenu intramusculaire en lipides. Le contenu en A-FABP pourrait donc être un indicateur du nombre d'adipocytes au sein du tissu musculaire (Hocquette *et al.*, 2003). Au sein de notre étude, la quantification de l'ARNm de la A-FABP, réalisée dans le muscle LT uniquement, a permis de montrer que la race AA présentait les niveaux d'expression les plus élevés (figure 6). Par ailleurs, le niveau d'expression de la A-FABP a été corrélé positivement et significativement avec le contenu intramusculaire en lipides du muscle LT lorsque les trois races furent prises en considération ensemble ($r = 0,63$; $P < 0,001$) (figure 7). Au sein de chaque race, aucune relation entre le niveau d'expression de la A-FABP et le contenu en gras intramusculaire n'a cependant pu être mise en évidence. Ces différences au niveau du degré d'expression de la A-FABP confirment ainsi les observations de Hocquette et collaborateurs (2003) réalisées sur des bœufs de races différentes. L'expression de la A-FABP pourrait donc être un indicateur de la capacité de taurillons à déposer du

gras intramusculaire, étant donné que cet indicateur diffère entre races produisant de la viande maigre ou de la viande grasse. Remarquons que le niveau de persillé du muscle n'a par contre pas été lié à l'activité de la H-FABP. Ceci n'est pas surprenant, étant donné que la majorité de la graisse intramusculaire est localisée non pas au sein des gouttelettes lipidiques des cellules musculaires, mais bien dans les adipocytes intramusculaires, qui n'expriment pas la H-FABP.

Parmi les différentes enzymes impliquées dans la voie de l'oxydation des acides gras, certaines d'entre elles constituent des marqueurs du métabolisme oxydatif, telles que la COX et la CS (Hocquette *et al.*, 1998). Comme déjà constaté par Gondret et collaborateurs (2001) et Hocquette et collaborateurs (2003), et confirmés par nos résultats (*cfr. supra*), le dépôt intramusculaire de lipides est associé à un métabolisme musculaire plus oxydatif. Précisément, Hocquette et collaborateurs (2003) ont suggéré que parmi les différents marqueurs du métabolisme oxydatif, l'activité de la COX — enzyme de la chaîne respiratoire — était la mieux corrélée avec le contenu en graisse intramusculaire. Les enzymes présents dans la matrice mitochondriale (CS, isocitrate déshydrogénase et β -hydroxyacyl-CoA déshydrogénase) présentaient quant à eux des coefficients de corrélations relativement plus faibles (Hocquette *et al.*, 2003). Dans notre étude, l'activité de la COX au sein du muscle LT a été la plus élevée chez les animaux AA et la plus faible chez les BB, les LIM présentant des valeurs intermédiaires (figure 6). De plus, l'activité de la COX a été corrélée positivement et significativement avec le contenu en graisse intramusculaire, lorsque les trois races furent prises en considération ensemble ($r = 0,67$; $P < 0,001$) (figure 8). Tout comme pour la A-FABP, aucune relation n'a par contre été mise en évidence au sein de chaque race prise individuellement. Nos résultats confirment donc les observations antérieures réalisées chez le lapin (Gondret *et al.*, 2001) et chez le boeuf (Hocquette *et al.*, 2003). Les muscles oxydatifs déposent ainsi plus de graisse intramusculaire, et l'activité de la COX pourrait être un indicateur de la capacité des taurillons à déposer du gras.

Mais les indicateurs métaboliques du gras intramusculaire entre races — COX et A-FABP — ne peuvent apparemment être utilisés au sein de chaque race. Ceci suggère que d'autres voies métaboliques impliquées dans la lipogenèse et dans la lipolyse pourraient être d'une importance non négligeable dans le dépôt de gras intramusculaire. Ainsi, outre l'effet individuel, la variabilité du gras intramusculaire serait également liée à l'activité de la glucose-6-phosphate déshydrogénase — une enzyme impliquée dans le contrôle de la lipogenèse *de novo* —, ainsi qu'au niveau d'expression de la leptine au sein du muscle (Bonnet *et al.*, 2005).

IV.5. Profil musculaire en acides gras

Le régime alimentaire a très peu influencé le profil musculaire en acides gras. Tout comme pour les teneurs intramusculaires en lipides totaux (*cfr. supra*), un effet du régime était attendu au niveau des

teneurs totales en acides gras saturés et monoinsaturés. En fournissant davantage de glucose, le régime à base de céréales aurait dû augmenter la synthèse de ces acides gras à longue chaîne au sein des adipocytes intramusculaires (Pethick *et al.*, 2004). Le régime à base de céréales a toutefois induit des teneurs intramusculaires en C18 : 2 n-6 (mg/100 g de muscle) plus élevées que le régime à base de pulpes séchées. Ceci est vraisemblablement dû à la composition chimique du maïs dont la fraction lipidique (5 % de la MS) est constituée de 50 à 60 % de C18 : 2 n-6 (Sauvant *et al.*, 2004). L'augmentation de la teneur en C18 : 2 n-6 est par ailleurs responsable de l'élévation des teneurs totales en acides gras n-6 observées avec le régime à base de céréales, ainsi que des valeurs plus élevées des *ratio* n-6/n-3 et C18 : 2 n-6/C18 : 3 n-3.

L'augmentation du contenu intramusculaire en graisse a été corrélée avec une élévation de la proportion d'acides gras saturés et monoinsaturés, et une diminution de la proportion d'acides gras polyinsaturés. En termes de contenu absolu (mg/100 g de muscle), l'augmentation du niveau de gras intramusculaire a été associée à un contenu en acides gras saturés et mononinsaturés plus élevé, alors que le contenu en acides gras polyinsaturés n'a varié que dans une très faible mesure. Cet effet s'observe tant au sein de chaque muscle (figures 9, 10 et 11 pour le LT, le RA et le ST respectivement) qu'au sein de chaque race (figures 12, 13 et 14 pour les AA, LIM et BB respectivement). Ces observations, qui confirment celles rapportées par d'autres auteurs (de Smet *et al.*, 2000b ; Raes *et al.*, 2001 ; 2003), sont principalement dues à la composition de la graisse intramusculaire. Cette dernière est en effet composée de lipides polaires, surtout des phospholipides localisés dans les membranes cellulaires et intracellulaires, ainsi que de lipides neutres, consistant principalement en des triacylglycérols, présents d'une part dans les adipocytes intramusculaires, et d'autre part — mais dans une moindre mesure — dans les gouttelettes lipidiques des cellules musculaires. En outre, alors que les acides gras saturés et monoinsaturés sont déposés principalement dans la fraction triacylglycérols, les acides gras polyinsaturés sont préférentiellement incorporés au sein des phospholipides (revue de de Smet *et al.*, 2004). Ceux-ci sont ainsi approximativement 10 fois plus riches en acides gras polyinsaturés que les triacylglycérols (32,3 % pour les phospholipides vs 3,4 % pour les triacylglycérols). De plus, le contenu en phospholipides du muscle est relativement indépendant du contenu total en graisse et est assez constant — de l'ordre de 0,55 % du poids du muscle. Par contre, le contenu musculaire en triacylglycérols est fortement lié au contenu total en graisse (Bas et Sauvant, 2001). En conséquences, plus la teneur en lipides intramusculaires augmente, plus la proportion de phospholipides diminue et celle en triacylglycérols augmente, l'accroissement des lipides totaux correspondant de façon quasi exclusive à celui des triacylglycérols. Une augmentation de la teneur en lipides intramusculaires va donc de pair avec une diminution de la proportion d'acides gras polyinsaturés (Bas et Sauvant, 2001 ; de Smet *et al.*, 2004).

Bien qu'aucun effet global de la race sur les teneurs en acides gras polyinsaturés (mg/100 g de muscle) n'ait été observé, des différences raciales ont néanmoins été constatées au sein du muscle LT,

les AA étant caractérisés par des teneurs plus élevées que les BB. Par ailleurs, un effet global du muscle a également été constaté — des teneurs plus élevées au sein du LT par rapport aux deux autres muscles —, de même qu'un effet similaire du muscle au sein des races LIM et AA. Ces phénomènes pourraient être dus à la nature plus oxydative du LT, en particulier dans la race AA (figure 6). Le contenu en phospholipides d'un muscle, peu influencé par des paramètres tels que la race, l'âge, le régime alimentaire ou le contenu en graisse, présente une variabilité en fonction du type métabolique des fibres musculaires. Les muscles de type oxydatif ont en effet un contenu en phospholipides plus élevé, leur nombre de mitochondries étant plus important. Par ailleurs, étant donné qu'il s'agit de constituants de membranes, la proportion en acides gras polyinsaturés des phospholipides est strictement contrôlée, afin de maintenir les propriétés membranaires (Raes *et al.*, 2004 ; de Smet *et al.*, 2004), ce qui signifie qu'un muscle plus oxydatif sera associé à des teneurs plus élevées en acides gras polyinsaturés. Cependant, l'augmentation des teneurs en acides gras polyinsaturés au sein du LT des AA par rapport aux BB a été associée à un contenu total en acides gras n-3 plus élevé, principalement en raison d'un contenu plus important en C18 : 3 n-3, ainsi qu'à un contenu en C18 : 2 n-6 numériquement plus élevé, sans augmentation de la somme des acides gras n-6 à plus de 18 atomes de carbone. Or, les acides gras polyinsaturés n-6 et n-3 à plus de 18 atomes de carbone sont presque exclusivement déposés au sein des phospholipides, de même que, dans une moindre mesure, le C18 : 2 n-6, alors que le C18 : 3 n-3 se répartit de façon plus équitable entre les fractions phospholipides et triacylglycérols (de Smet *et al.*, 2004). Par conséquent, les teneurs plus élevées en acides gras polyinsaturés au sein du muscle LT des AA sont vraisemblablement dues à la teneur intramusculaire plus élevée en lipides totaux dans cette race. Les *ratio* C18 : 2 n-6/C18 : 3 n-3 du muscle LT calculés pour les trois races illustrent d'ailleurs ce dernier point (12,09, 7,92 et 5,85 pour les BB, LIM et AA respectivement), et confirment les observations antérieures d'autres auteurs (Raes *et al.*, 2001 ; 2003), à savoir que pour un régime donné, le *ratio* C18 : 2 n-6/C18 : 3 n-3 d'une viande maigre est plus élevé que celui d'une viande grasse. Au niveau de l'effet muscle, qu'il s'agisse de l'effet global ou de l'effet à l'intérieur des races LIM et AA, l'augmentation des teneurs en acides gras polyinsaturés au sein du muscle LT a été associée à une augmentation des teneurs en C18 : 3 n-3, mais aussi et surtout en C18 : 2 n-6. Le contenu en acides gras polyinsaturés plus élevé du muscle LT pourrait donc également être expliqué par l'augmentation du gras intramusculaire, bien que la très nette augmentation du C18 : 2 n-6 par rapport à celle du C18 : 3 n-3 rende cette théorie moins plausible. Il faut néanmoins faire preuve d'une certaine prudence par rapport aux interprétations décrites ci-dessus, puisque la comparaison des trois races au sein du muscle ST a montré des teneurs en acides gras polyinsaturés plus élevées chez les animaux BB par rapport aux AA, cet effet étant principalement dû à l'augmentation des teneurs en C18 : 2 n-6.

Le *ratio* n-6/n-3 a quant à lui été le plus élevé chez les BB et le plus faible chez les AA, qu'il s'agisse des muscles LT, RA ou ST. Ceci s'explique par les teneurs totales en acides gras n-3 plus faibles chez les BB quel que soit le muscle considéré, mais aussi par leurs teneurs totales en acides gras n-6 plus

élevées dans chacun des muscles, excepté au sein du LT où les teneurs en n-6 étaient équivalentes. Les *ratio* obtenus pour le muscle LT des BB et des LIM ont par ailleurs été similaires aux valeurs rapportées par Raes et collaborateurs (2003) (6,70 et 4,91 respectivement). Selon les recommandations nutritionnelles belges, le *ratio* n-6/n-3 optimal du régime alimentaire humain devrait être de 2-6/1 (Brasseur *et al.*, 2004), ce qui nécessite une réduction des ingestions d'acides gras polyinsaturés n-6 et une augmentation de celles en acides gras polyinsaturés n-3, le *ratio* n-6/n-3 actuel des régimes alimentaires des pays de l'Ouest étant de 15-16,7/1 (Simopoulos, 2002). Les *ratio* observés dans cette étude ont été conformes aux recommandations nutritionnelles belges, quoique les valeurs du LT et du RA dans la race BB aient été légèrement trop élevés (6,40 et 6,77 respectivement). La race AA s'est en outre caractérisée par le meilleur rapport.

Face à l'engouement actuel des consommateurs et des professionnels de la filière viande pour les acides gras polyinsaturés, et surtout pour les polyinsaturés n-3, il est intéressant de se pencher sur la contribution de la viande de taurillons aux ingestions recommandées en acides gras chez l'homme. Le contre-filet (LT) sera pris ici comme exemple.

En matière d'acides gras n-3, les recommandations nutritionnelles belges sont les suivantes : les acides gras polyinsaturés n-3 totaux doivent représenter entre 1,3 et 2 % des ingestions journalières en énergie (% En) ; le C18 : 3 n-3, plus de 1 % En ; le couple C20 : 5 n-3 (acide icosapentaénoïque, EPA) + C22 : 6 n-3 (acide docosahexaénoïque, DHA), plus de 0,3 % En (Brasseur *et al.*, 2004). Par conséquent, sur base d'un régime alimentaire de 2000 kcal d'énergie métabolisable, la consommation d'un morceau de 200 g de contre-filet de BB, de LIM et d'AA apporte approximativement 10 % de l'énergie journalière (en considérant respectivement 4 et 9 kcal d'énergie métabolisable/g de protéine et de lipide), mais comble respectivement 1,4, 1,7 et 2,3 % des ingestions recommandées en acides gras n-3 totaux, 0,9, 1,4 et 2,0 % de celles en C18 : 3 n-3 et 1,6, 1,8 et 2,7 % de celles en EPA + DHA (figure 15). En conséquences, bien que de larges différences existent entre les races au niveau du contenu en acides gras n-3 (en mg/100 g de muscle), elles sont d'une importance mineure à l'échelle du consommateur, étant donné la très faible contribution de la viande de taurillons aux ingestions alimentaires recommandées. A titre d'exemple, un individu qui mange un morceau de 200 g de contre-filet de BB n'ingère finalement qu'environ un centième des acides gras polyinsaturés n-3 totaux dont il a besoin — deux centièmes s'il s'agit d'un morceau d'AA —, alors qu'il satisfait plus de 10 % de ses besoins en énergie. Si la viande d'AA se rapproche un peu plus des recommandations concernant les acides gras n-3, son contenu en graisse intramusculaire la défavorise clairement. En effet, selon les recommandations nutritionnelles belges, les ingestions en acides gras monoinsaturés devraient être d'au moins 10 % En, alors que celles en acides gras saturés ne devraient pas dépasser 10 % En, les ingestions totales en graisse devant, quant à elles, rester inférieures à 30 % En (Brasseur *et al.*, 2004). Ainsi, sur base d'un régime de 2000 kcal, un morceau de 200 g de contre-filet de BB, de LIM et d'AA apporte, respectivement, 2,2, 6,2 et 9,2 % des ingestions maximales recommandées en

acides gras saturés, 1,6, 5,6 et 8,8 % des ingestions recommandées en acides gras monoinsaturés et 2,0, 4,9 et 7,2 % des ingestions maximales recommandées en graisse totale (figure 15). Bien que ces valeurs restent, *in fine*, assez faibles au regard de l'énergie apportée par un morceau de 200 g de viande, de larges différences existent tout de même entre les trois races au niveau des apports en acides gras saturés, monoinsaturés et en graisse totale. Dans ce contexte, la viande de BB apporte la contribution la plus faible aux ingestions alimentaires recommandées en acides gras saturés, monoinsaturés et en graisse totale. Remarquons que le contenu total en acides gras polyinsaturés n-6 (mg/100 g de muscle) du muscle LT étant similaire dans les trois races, sa contribution aux besoins humains est identique. Ce critère n'a donc pas été utilisé pour distinguer les races sur le plan nutritionnel.

Bien qu'il existe, comme nous venons de le voir, des différences négligeables entre les races quant à la contribution de la viande de taurillons aux ingestions recommandées en acides gras n-3, il peut être intéressant de se pencher sur le métabolisme de ces acides gras, et d'examiner dans quelle mesure celui-ci pourrait être influencé par la race. Le métabolisme des acides gras n-3 est intimement lié au métabolisme des acides gras n-6. Le C18 : 3 n-3 et le C18 : 2 n-6 constituent en effet les précurseurs des acides gras n-3 et n-6 à plus longue chaîne et les réactions biochimiques qui sous-tendent ces transformations sont catalysées par des enzymes communs (figure 16).

Les proportions relatives des acides gras individuels n-6 et n-3 dans leur série respective ont ainsi été calculées pour le muscle LT des trois races (figure 17). Bien que la somme des acides gras n-6 (en mg/100 g de muscle) n'ait pas été affectée par la race, celle-ci a influencé le métabolisme des acides gras n-6. Les proportions relatives de C18 : 2 n-6 ont en effet été les plus faibles chez les animaux BB et les plus élevées chez les AA, à l'opposé des proportions du C20 : 4 n-6. Le métabolite C18 : 3 n-6 n'a pas été détecté dans notre étude. Les proportions relatives de C20 : 3 n-6 et de C22 : 4 n-6 n'ont, quant à elles, pas été significativement influencées par la race et ont été faibles par rapport aux autres acides gras n-6 détectés. Les proportions plus faibles de C18 : 2 n-6 chez les taurillons BB, associées aux proportions plus importantes en C20 : 4 n-6, suggèrent un taux de conversion du C18 : 2 n-6 plus élevé chez les BB que chez les AA. Ceci est d'ailleurs en accord avec le contenu numériquement plus faible en C18 : 2 n-6 et le contenu plus élevé en acides gras n-6 à plus de 18 atomes de carbone observés dans cette race (tableau XI dans la partie résultats). Par conséquent, des différences raciales d'activités enzymatiques de la Δ^6 -désaturase pourraient exister — le BB présentant les activités les plus élevées —, de même qu'au niveau de la Δ^5 -désaturase, à moins que les résultats ne reflètent une utilisation différente, par les animaux BB, du C20 : 3 n-6 et/ou du C20 : 4 n-6 pour la synthèse des médiateurs de l'inflammation (Sayanova et Napier, 2004). Par ailleurs, le niveau de C22 : 4 n-6 étant similaire dans les trois races, il est possible que la conversion du C20 : 4 n-6 en C22 : 4 n-6 soit une étape limitante de la chaîne métabolique. Le métabolisme des acides gras n-3 a également varié selon la race. Les animaux BB ont montré des proportions de C18 : 3 n-3 significativement plus faibles que

les deux autres races. Le C18 : 4 n-3 et le C20 : 4 n-3 n'ont pas été détectés. Pour le C20 : 5 n-3, des différences significatives ont été enregistrées, les LIM montrant les proportions les plus faibles. Les proportions de C22 : 5 n-3 ont, quant à elles, été les plus élevées chez les BB et les plus faibles chez les AA. Les proportions du métabolite final, le C22 : 6 n-3 ont été similaires dans les trois races. Les interprétations relatives au métabolisme des acides gras n-3 sont plus délicates, étant donné l'effet probable du contenu intramusculaire en graisse sur les proportions en acides gras. Le C18 : 3 n-3 étant distribué plus ou moins équitablement entre les phospholipides et les triacylglycérols (de Smet *et al.*, 2004), l'augmentation de cette dernière fraction chez les taurillons AA — et chez les LIM dans une moindre mesure — a augmenté le contenu total en C18 : 3 n-3 et en acides gras n-3, avec, pour conséquences, une augmentation des proportions de C18 : 3 n-3 et une diminution des proportions des métabolites du C18 : 3 n-3. Cependant, on ne peut exclure un effet possible de la race sur le taux de conversion du C18 : 3 n-3. Raes et collaborateurs (2001) ont d'ailleurs observé, chez des taurillons BB *mh/mh*, des proportions significativement plus faibles de C18 : 3 n-3 et des proportions significativement plus élevées en C20 : 5 n-3 et en C22 : 5 n-3 par rapport à des taurillons BB *mh/+* et *+/+*, suggérant ainsi un effet du gène de la myostatine sur le métabolisme des acides gras n-3. Ainsi, dans notre étude, il est possible que les taurillons BB aient exprimé des taux de conversion du C18 : 3 n-3 en C20 : 5 n-3 et du C20 : 5 n-3 en C22 : 5 n-3 plus élevés. Néanmoins, on ne peut exclure qu'il s'agisse aussi d'une utilisation moindre du C20 : 5 n-3 dans cette race. Par ailleurs, concernant le C22 : 6 n-3, nos observations confirment celles de Raes et collaborateurs (2001) : les proportions de C22 : 6 n-3 étant similaires dans les trois races, la conversion du C22 : 5 n-3 en C22 : 6 n-3 pourrait être une étape limitante de la chaîne métabolique des n-3. En outre, les proportions de C18 : 3 n-3 étant nettement inférieures à celles en C18 : 2 n-6 quelle que soit la race, cela pourrait signifier que la Δ^6 -désaturase, enzyme qui catalyse la première étape des deux chaînes métaboliques, agit préférentiellement sur les acides gras n-3. Similairement, l'absence de C20 : 4 n-3, associée à la présence de son acide gras n-6 correspondant, le C20 : 3 n-6, montre que l'activité de la Δ^5 -désaturase est davantage orientée vers les acides gras n-3. Une conclusion similaire peut être tirée concernant l'activité de l'élongase qui gouverne simultanément la conversion du C20 : 4 n-6 en C22 : 4 n-6 et du C20 : 5 n-3 en C22 : 5 n-3. Ce dernier point avait déjà été avancé par Raes et collaborateurs (2001). Il faut enfin remarquer que chez l'homme, la Δ^6 -désaturase agit également de façon préférentielle sur le C18 : 3 n-3, mais l'excès de C18 : 2 n-6 dans les régimes alimentaires des pays de l'Ouest explique la prépondérance de la voie des acides gras n-6 (Ruxton *et al.*, 2005).

Il faut néanmoins rester prudent par rapport à ces interprétations. Il semblerait en effet que la synthèse des acides gras polyinsaturés à plus de 18 atomes de carbone soit en réalité une voie métabolique beaucoup plus complexe qu'initialement décrite. Une voie alternative de synthèse des acides gras polyinsaturés à partir du C18 : 2 n-6 et du C18 : 3 n-3 — appelée voie de la « Δ^8 -désaturase » —, ne faisant pas intervenir la Δ^6 -désaturase, a ainsi été mise en évidence notamment au niveau des testicules de rat et d'homme (Sayanova et Napier, 2004). Par ailleurs, il semblerait qu'un recyclage

des acides gras entre les peroxysomes (siège des β -oxydations) et le réticulum endoplasmique (siège des élongations et des désaturations) puisse avoir lieu, tout acide gras n-6 ou n-3 à longue chaîne pouvant être recyclé plusieurs fois. Un catabolite peroxysomal polyinsaturé n-6 ou n-3 aurait ainsi la possibilité de retourner au sein du réticulum pour une reconversion en acides gras polyinsaturé à 20, 22 ou 24 atomes de carbone, *via* des réactions d'élongation et de désaturation (Sprecher *et al.*, 1995). Dans ce contexte, la notion « d'étape limitante » au sein de la chaîne métabolique mérite d'être réévaluée. Ainsi, le caractère limitant de la désaturation du C18 : 2 n-6 par la Δ^6 -désaturase, devrait être reconsidéré, puisque lorsque le C20 : 4 n-6 est dégradé en C14 : 2 n-6 ou en C16 : 3 n-6 au sein des peroxysomes, ces acides gras raccourcis peuvent être reconvertis en C20 : 4 n-6 sans utiliser la Δ^6 -désaturase (Sprecher *et al.*, 1995).

IV.6. Qualité de la viande

Les paramètres relatifs à la qualité de la viande ont été très peu influencés par la nature du régime alimentaire. La tendance du régime à base de céréales à induire un pH ultime légèrement plus faible pourrait être due à un contenu intramusculaire en glycogène plus élevé au moment de l'abattage, ayant entraîné une production plus importante d'acide lactique. Cette hypothèse est confortée par le fait que le régime à base de céréales a induit un métabolisme musculaire légèrement plus glycolytique (*cfr. supra*), ce type de métabolisme étant associé à des réserves en glycogène plus importantes (Hocquette *et al.*, 1998). L'effet du régime sur les pertes de jus à la cuisson à j2 — pertes plus élevées avec le régime à base de pulpes — est moins clair. Il ne peut être associé aux différences de pH ultimes, puisqu'un pH plus élevé est sensé aller de pair avec des pertes de jus à la cuisson plus faibles (Offer *et al.*, 1989 ; Purchas *et al.*, 1999). Les teneurs musculaires en protéines brutes (g/100 g de muscle) et en eau, similaires pour les deux régimes, n'expliquent pas davantage les pertes plus élevées observées avec le régime à base de pulpes. Bien que le contenu en collagène du muscle LT n'ait pas été déterminé au cours de cette étude, on retiendra l'hypothèse d'un effet possible de la teneur en collagène sur les pertes à la cuisson. Okeudo et Moss (2005) ont en effet observé, lors d'un essai avec des moutons, une corrélation positive et significative entre le contenu en collagène total et insoluble et les pertes de jus à la cuisson. L'effet du régime alimentaire sur la tendreté de la viande à j2 et à j8 — viande plus tendre avec le régime à base de céréales — est également difficile à interpréter. Les données de la littérature traitant de ce sujet sont limitées. La plupart des études ont comparé des régimes à base de fourrages avec des régimes à base de céréales et ont rapporté une absence d'effet du régime alimentaire sur la tendreté (Fortin *et al.*, 1985 ; Mandell *et al.*, 1998 ; Patterson *et al.*, 2000). Listrat et collaborateurs (1999) ont observé un contenu en collagène soluble et de type III plus important dans le muscle LT de taurillons recevant un régime à base de foin par rapport à un régime à base d'ensilage d'herbe isoénergétique, mais ces modifications n'ont pas été

associées à des différences significatives de la tendreté, mesurée par analyse sensorielle. Il est par ailleurs possible que les variations du pH ultime soient responsables des différences de tendreté entre les deux régimes, puisque, selon Purchas et collaborateurs (1999), la tendreté de la viande diminue lorsque le pH ultime augmente d'approximativement 5,5 à 6,0.

Les différences significatives enregistrées entre les trois races au niveau de la température des carcasses à 1 et 2 h *post mortem* sont vraisemblablement dues d'une part, aux poids des carcasses, et d'autre part, au contenu en graisse de celles-ci. Nos résultats indiquent que la chute initiale de température des carcasses, entre l'abattage et 1 h *post mortem*, a surtout été gouvernée par le poids des carcasses, alors que la diminution ultérieure de température, entre 1 et 2 h *post mortem*, a majoritairement été fonction du niveau de gras des carcasses. En effet, les AA, caractérisés par un poids de carcasse nettement plus faible que celui des deux autres races (approximativement 60 kg), ont présenté d'emblée un refroidissement plus rapide, comme en atteste la température mesurée à 1 h *post mortem* (figure 18). Les LIM et les BB, dont les poids de carcasses ont été très proches, ont présenté quant à eux une chute initiale de la température similaire. Entre 1 et 2 h *post mortem*, les BB, caractérisés par les proportions de graisse dans la carcasse les plus faibles, ont présenté la vitesse de chute de température la plus importante, suivis des LIM et des AA (figure 18). Lors de la 2^e heure *post mortem*, la présence de plus grandes proportions de graisse au niveau de la carcasse, à la fois chez les AA ou les LIM, a donc freiné le refroidissement de celle-ci.

L'absence d'effet significatif de la race sur l'évolution du pH *post mortem* a été quelque peu surprenante. Clinquart et collaborateurs (1994) ont en effet constaté une acidification plus rapide du muscle LT chez des taurillons BB culards par rapport à des BB mixtes ou des Holstein, et ont ainsi montré que l'évolution du pH durant les premières heures après l'abattage était influencée non seulement par la race, mais aussi par la conformation. La vitesse de chute du pH dépend principalement de la vitesse de contraction des fibres musculaires, c'est-à-dire du type contractile de fibres. Les muscles dotés de fibres musculaires rapides ont ainsi une activité ATPasique élevée, responsable d'une plus grande vitesse de chute du pH (Hocquette *et al.*, 1998). Par ailleurs, la température a également une influence sur la cinétique du processus, des températures élevées conduisant à une plus grande vitesse de chute du pH (revue de Ouali, 1991). Une vitesse de chute du pH plus grande était donc attendue chez les BB culards, étant donné leurs plus grandes proportions de fibres IIB (fibres glycolytiques à contraction rapide) (Batjoens *et al.*, 1990 ; Wegner *et al.*, 2000). Par ailleurs, les carcasses de LIM ayant montré un refroidissement plus lent, une diminution plus rapide du pH était également attendue. Par conséquent, le fait que les AA ont présenté une évolution du pH *post mortem* similaire aux deux autres races reste difficile à expliquer.

Similairement à la vitesse de chute du pH, aucun effet significatif de la race n'a été observé sur le pH ultime. La valeur du pH ultime dépend principalement de la quantité de glycogène présente au moment de l'abattage (Hocquette *et al.*, 1998). A l'opposé des études de Clinquart et collaborateurs

(1994) et de Failla et collaborateurs (2004), qui ont comparé des animaux culards et mixtes ou viandeux et laitiers, la comparaison de trois races viandeuses n'a probablement pas généré de différences suffisamment grandes pour affecter ce paramètre. Ce dernier point est d'ailleurs conforté par l'hypothèse de Pethick et collaborateurs (2005), selon laquelle, quelle que soit la base génétique — race avec ou sans mutation sur le gène de la myostatine —, l'hypertrophie musculaire est associée à un métabolisme musculaire plus glycolytique. Enfin, il faut noter que les pH ultimes mesurés dans cette étude ont été proches de 5,5, une valeur correspondant à celles décrites dans la littérature (Clinkart *et al.*, 1998; Hocquette *et al.*, 2001b; Muir *et al.*, 2001).

La race a influencé significativement la couleur de la viande à j2 et à j8. Les différences de couleur observées à j2 peuvent être expliquées par la nature métabolique des fibres musculaires. Le métabolisme plus glycolytique du muscle LT chez les animaux BB culards (figure 6) a en effet vraisemblablement été associé à un contenu intramusculaire en myoglobine plus faible, et, par conséquent, à une viande moins rouge et plus claire. A l'opposé, les AA, caractérisés par un métabolisme musculaire plus oxydatif (figure 6), ont présenté une viande plus rouge et plus foncée. En comparant des taurillons BB culards et mixtes, Clinkart et collaborateurs (1994) ont observé une viande moins rouge et plus claire chez les culards, associée à un contenu intramusculaire en myoglobine approximativement 30 % inférieur à celui des mixtes. Plus récemment, dans une étude portant sur le muscle LT de taurillons culards et mixtes de la race *Asturiana de los Valles*, Oliván et collaborateurs (2004) ont observé une viande plus claire et moins rouge chez les animaux culards, associée à une moindre concentration en pigments hémiques et à un ratio LDH/isocitrate déshydrogénase plus élevé. Les coefficients de corrélation entre les paramètres mesurant la couleur de la viande à j2 et les activités des enzymes représentatives du type métabolique de fibres musculaires sont présentés dans le tableau II. Il apparaît que plus l'activité de la COX augmente, plus la viande est rouge et foncée, alors qu'elle est d'autant moins rouge et plus claire que l'activité de la LDH augmente. Il faut néanmoins remarquer que Hocquette et collaborateurs (2001b) n'ont pas mis en évidence de corrélation significative entre les paramètres liés à la couleur d'une part, et les caractéristiques métaboliques des fibres d'autre part, au sein du muscle LT d'une population de taurillons LIM. Dans notre étude, aucune des corrélations décrites ci-dessus n'a été significative lorsqu'elle a été réalisée *intra* race, excepté celle entre la teinte rouge à j2 et l'activité de la COX chez les BB culards ($r = 0,636$, $P < 0,05$). Les relations entre les caractéristiques métaboliques des fibres et la couleur ne s'observent donc pas nécessairement pour un muscle donné au sein d'une seule race (Hocquette *et al.*, 2001b). Une corrélation positive a par ailleurs été constatée entre le contenu en graisse intramusculaire et la teinte rouge à j2 ($r = 0,631$, $P < 0,001$), alors que, similairement à Fiems et collaborateurs (2000), une corrélation négative a été observée avec la luminosité à j2 ($r = -0,505$, $P < 0,01$). Lorsque le contenu intramusculaire en graisse diminue, la viande devient donc moins rouge et plus claire. Comme avancé par Fiems et collaborateurs (2000), ces relations s'expliquent vraisemblablement à nouveau par le type métabolique des fibres musculaires, un faible niveau de gras

étant associé à un métabolisme plus glycolytique (figure 6). Les différences de luminosité enregistrées entre les trois races à j2 ne peuvent s'expliquer par les valeurs de pH ultime de la viande, similaires dans les trois races. Lorsque les viandes présentent un pH ultime plus bas, elles ont en effet subi une dénaturation des protéines sarcoplasmiques plus intense — en raison du rapprochement du pH vers le point isoélectrique des protéines —, responsable d'une diffusion de la lumière incidente plus forte entraînant une moins grande absorption par la myoglobine et donc, *in fine*, une couleur plus claire (revue de Offer et Knight, 1988). Les différences de luminosité pourraient par contre être dues aux variations de la teinte rouge, et par conséquent aux teneurs en myoglobine.

Les résultats observés à j8 sont quelque peu surprenants. L'augmentation de la teinte rouge entre j2 et j8 chez les animaux BB culards était en effet inattendue. Des observations similaires ont cependant été rapportées par McKenna et collaborateurs (2005) lors d'une comparaison de viande entre j0 et j1. Selon Ledward (1992), bien qu'un muscle exposé à l'air s'oxygène rapidement, un muscle à moins de 96 h *post mortem* maintient un taux de consommation d'oxygène relativement élevé, susceptible d'inhiber son oxygénation complète. Dans ces conditions, les valeurs de a^* enregistrées à j2 au sein de chaque race devraient probablement être majorées. La diminution de teinte rouge alors observée chez les taurillons AA entre j2 et j8 serait vraisemblablement plus importante, tandis que l'augmentation de la teinte rouge chez les BB entre j2 et j8 serait vraisemblablement inexistante. Par conséquent, il apparaît que la viande de taurillons BB culards a été caractérisée par la couleur la plus stable. La décoloration de la viande résulte de l'oxydation de la désoxymyoglobine et de l'oxymyoglobine en metmyoglobine (revue de Mancini et Hunt, 2005). En comparant la viande de bœufs Holstein avec celle de croisés viandeux, Faustman et Cassens (1991) ont rapporté des différences de stabilité de la couleur, les bœufs Holstein présentant des proportions plus élevées de metmyoglobine. L'évolution particulière de la teinte rouge chez les taurillons BB pourrait être expliquée par leur très faible contenu en myoglobine (Clinquart *et al.*, 1994), et, par conséquent, par un effet moins prononcé de l'oxydation du pigment par rapport aux autres races. Par ailleurs, l'évolution distincte du a^* entre les trois races pourrait également être due à des différences au niveau de l'activité de réduction de la metmyoglobine et/ou de la quantité de NADH dans le muscle en *post mortem*. La présence d'une activité de réduction de la metmyoglobine a en effet été démontrée dans de nombreux tissus, dont le muscle en *post mortem*, et plusieurs études ont démontré une relation entre cette activité et la stabilité de la couleur de la viande. Le NADH agit quant à lui comme donneur d'électrons et constitue le co-facteur essentiel de cette réduction (revue de Bekhit et Faustman, 2005 ; Mancini et Hunt, 2005). Par ailleurs, selon Mancini et collaborateurs (2004), la LDH serait impliquée dans la régénération du NADH *post mortem* à partir du lactate, et, par conséquent, dans la réduction de la metmyoglobine. La LDH se présenterait donc comme une enzyme endogène capable d'influencer la stabilité de la couleur. Dans ce cadre, les différences raciales d'activité de la LDH enregistrées dans notre étude pourraient constituer un terrain pour des recherches ultérieures. Une augmentation de la luminosité entre j2 et j8 a été observée au sein des trois races. Des observations

similaires ont été rapportées par Lopez-Bote et collaborateurs (2001) dans des échantillons de muscle *Longissimus lumborum* d'agneaux stockés pendant neuf jours. Cette augmentation pourrait être associée à l'évolution de la teinte rouge. On ne peut cependant exclure un effet dû à la dégradation *post mortem* des protéines musculaires, qui, en augmentant la diffusion de la lumière incidente, donne à la viande un aspect plus clair (Offer, 1991).

Les pertes de jus à la cuisson à j2 et j8 et les pertes de jus par écoulement, deux mesures permettant d'estimer la capacité de rétention d'eau de la viande, ont été significativement influencées par la race. Les pertes de jus à la cuisson à j2 et j8 les plus faibles ont été observées chez les BB et les LIM. De façon surprenante, ce sont donc les animaux les plus gras qui ont présenté les pertes de jus à la cuisson les plus importantes. De telles considérations vont à l'encontre de l'idée communément acceptée des consommateurs selon laquelle des viandes maigres vont de pair avec des pertes de jus à la cuisson élevées. Nos résultats s'opposent ainsi à ceux de Uytterhaegen et collaborateurs (1994), mais sont en accord avec ceux observés par de nombreux autres auteurs. Chambaz et collaborateurs (2003) ont ainsi observé des pertes de jus à la cuisson à j14 plus élevées chez des bœufs AA par rapport à des LIM. Lors d'une comparaison de taurillons BB culards avec des mixtes et des conventionnels, de Smet et collaborateurs (2000a) ont observé des pertes à la cuisson à j11 moindres chez les culards. Clinquart et collaborateurs (1994) ont quant à eux rapporté des pertes de jus à la cuisson à j8 plus faibles chez des taurillons BB culards et mixtes comparés à des taurillons Holstein. Les différences de pertes de jus à la cuisson enregistrées entre les trois races à j2 et à j8 ne peuvent s'expliquer par la valeur du pH ultime ou par le contenu musculaire en protéines (en g/100 g de muscle), puisque ces deux paramètres n'ont pas été significativement affecté par la race. Elles pourraient par contre être liées à la teneur et à la structure du tissu conjonctif intramusculaire. En effet, lors d'une cuisson à haute température, le collagène subit une contraction thermique qui, en exerçant une pression sur les fibres musculaires, va résulter en une perte considérable de fluides (Bailey, 1985 ; Christensen *et al.*, 2000 ; Lepetit, 2004). Par conséquent, une relation existerait entre le contenu en collagène et/ou sa structure et les pertes de jus à la cuisson. Une telle relation a été rapportée par Okeudo et Moss (2005), dans une étude réalisée sur des moutons, au cours de laquelle une corrélation positive et significative a été observée entre le contenu en collagène total ou insoluble et les pertes de jus à la cuisson. Selon Geay et Renand (1994), la teneur en collagène décroît de la race Holstein-Frison aux races mixtes et aux races à viande britanniques (telles que l'AA), puis des races à viande continentales (telles que les LIM) aux races culardes. Ce point de vue est tout à fait confirmé par des données de littérature récentes (Chambaz *et al.*, 2003 ; Raes *et al.*, 2003 ; Monsón *et al.*, 2004). Par conséquent, il est possible que la teneur en collagène plus élevée de la viande d'AA, associée à un état de maturité de ce collagène plus avancé — caractéristique des races à maturation précoce (Bailey, 1985) — ait conduit à des pertes de jus plus importantes pendant la cuisson. Enfin, il faut remarquer qu'une corrélation négative a été observée entre les pertes de jus par écoulement (mesurées à j8) et les pertes de jus à la cuisson à j8 ($r = -0,35$, $P < 0,05$), ce qui laisse à penser que

plus une viande perd du jus par écoulement, moins elle en a à perdre, toute proportion gardée, lors de la cuisson. Les comportements différenciés du consommateur lors des étapes d'achat et de cuisson de la viande seraient d'ailleurs intéressants à étudier dans ce contexte. Dans notre étude, les pertes de jus par écoulement les plus élevées ont été observées chez les BB, alors que les AA se sont caractérisés par les pertes les plus faibles. Similairement, de Smet et collaborateurs (2000a) ont rapporté, lors d'une comparaison de taurillons BB culards, mixtes et normaux, des pertes de jus par écoulement plus importantes chez les culards. Chambaz et collaborateurs (2003) ont quant à eux observé des pertes de jus par écoulement à j2 plus élevées chez des bœufs LIM par rapport à des AA. Tout comme pour les pertes de jus à la cuisson, les différences de capacité de rétention d'eau de la viande crue ne peuvent être expliquées par les valeurs de pH ultime ou de contenu protéique(en g/100 g de muscle), similaires dans les trois races. Les pertes de jus par écoulement plus élevées des BB pourraient être dues à leurs teneurs musculaires en eau plus élevées ; cependant, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre ces deux paramètres. Par ailleurs, selon Gariépy et collaborateurs (1999), la capacité de rétention d'eau de la viande augmente avec la quantité de tissu conjonctif. Offer et Knight (1988) ont en effet montré que lors de l'installation de la *rigor mortis*, un premier espace extracellulaire rempli de fluide apparaît entre les faisceaux de fibres musculaires et le périnysium, suivi d'un second espace entre les fibres et leur enveloppe d'endomysium à l'achèvement de la *rigor mortis*. Ceci suggère, d'une part, que l'eau est capable de passer relativement facilement à travers la membrane cellulaire et la couche d'endomysium, et d'autre part, que la couche de périnysium agit comme une barrière freinant le passage des fluides (Gariépy *et al.*, 1999). Par conséquent, le faible contenu en collagène de la viande d'animaux BB culards (Geay et Renand, 1994 ; Raes *et al.*, 2003) pourrait être responsable des pertes de jus par écoulement plus élevées observées dans cette race.

Les différences de tendreté de la viande sont déterminées essentiellement par la quantité, la structure et la solubilité du collagène, qui déterminent la dureté de base, et par la dureté myofibrillaire, qui diminue avec la maturation de la viande (Ouali, 1991 ; Clinquart *et al.*, 1998). Bien que non significatives, de larges différences dans la dureté de la viande à j2 ont été observées entre les trois races. Les écarts-types calculés à j2 ont d'ailleurs été relativement grands, quelle que soit la race considérée. Les coefficients de variation correspondants ont été de 31, 24 et 25 % chez les BB, les LIM et les AA, respectivement. Il s'agit d'une observation courante due à la variabilité intrinsèquement grande de la tendreté de la viande à l'intérieur même de groupes homogènes d'animaux. Dans ces conditions les AA se sont caractérisés par une viande non significativement plus tendre à 48 h *post mortem*. Nos résultats s'opposent ainsi à ceux de Campo et collaborateurs (1999) qui ont observé une plus grande tendreté de la viande d'animaux culards dans les stades précoces du *post mortem* (à j1 et j3), par rapport à des animaux plus rustiques. La supériorité des AA pourrait être liée à leurs teneurs plus élevées en graisse intramusculaire. Celle-ci peut en effet influencer favorablement la tendreté (Hocquette *et al.*, 1998 ; Warriss, 2000). Cependant, pour observer un tel effet, les teneurs en lipides intramusculaires doivent être élevées (plus de 6 %) (revue

de Geay *et al.*, 2002), comme c'est par exemple le cas des bovins de la race Noire Japonaise, dont les teneurs peuvent atteindre 20 % voire plus dans le muscle frais (Nishimura *et al.*, 1999). Dans notre étude, aucune corrélation significative n'a d'ailleurs été observée entre la teneur en lipides intramusculaires et la dureté de la viande mesurée à j2. La plus grande tendreté des AA à j2 ne peut pas non plus être expliquée par les valeurs de pH ultime de la viande, similaires dans les trois races. Purchas et collaborateurs (1999) ont en effet montré qu'aussi bien dans les stades avancés que précoces du *post mortem*, la force maximale de cisaillement augmente lorsque le pH ultime s'élève de 5,5 à 6,0. La diminution de la dureté entre j2 et j8 est la conséquence bien connue du phénomène de maturation de la viande pendant le stockage (Ouali, 1991). L'ampleur de cette diminution, de même que la dureté à j8, n'ont pas été significativement influencées par la race. Dans ces conditions, à j8, la viande de BB est apparue la plus tendre. Plusieurs auteurs ont pourtant rapporté une force maximale de cisaillement à j8 plus élevée chez des taurillons BB culards par rapport à des BB normaux (Cliquart *et al.*, 1994 ; Uytterhaegen *et al.*, 1994 ; Fiems *et al.*, 2000), démontrant ainsi, chez les animaux culards, une contribution limitée de la dureté de base à la dureté totale et une dureté myofibrillaire plus élevée, vraisemblablement liée à une protéolyse *post mortem* réduite (Uytterhaegen *et al.*, 1994). Nos résultats appellent donc à une interprétation divergente. La plus grande tendreté de la viande de BB culard à j8 pourrait ainsi tout d'abord être due à l'influence prépondérante de leur dureté de base réduite par rapport aux deux autres races. Cependant, la composante collagénique étant stable au cours de la maturation (Monsón *et al.*, 2004), cet avantage aurait alors déjà du apparaître lors de la mesure de la tendreté à j2. Par ailleurs, dans notre étude, il est vraisemblable que la contribution de la composante collagénique à la dureté totale de la viande a été limitée, étant donné la température de cuisson utilisée (75°C). Il a en effet été démontré que la résistance du tissu conjonctif du périmysium (constituant majeur du tissu conjonctif intramusculaire) augmente dans la viande jusqu'à une température de 50°C et diminue au-delà de cette température, alors que celle des fibres musculaires est relativement stable jusqu'à 60°C puis augmente rapidement jusqu'à 80°C, en raison de la dénaturation thermique de l'actine (à 70°C-80°C) et des autres protéines sarcoplasmiques (à environ 65°C) (Christensen *et al.*, 2000). La cuisson augmente donc la contribution du tissu conjonctif intramusculaire à la dureté de la viande dans la gamme de température 20-50°C, alors que la contribution myofibrillaire est prépondérante au-dessus de 60°C (revue de Purslow, 2005). De Smet et collaborateurs (1998) ont d'ailleurs constaté, chez des taurillons BB, l'absence de corrélation significative entre le contenu en collagène et la force maximale de cisaillement de la viande cuite (pendant 1 heure à 75°C), mais ont observé une corrélation positive et significative entre le contenu en collagène et la force maximale de cisaillement sur viande crue. Les différences de contenu et de solubilité du collagène sont donc minimisées lors de cuisson à suffisamment hautes températures, suite à la dénaturation du collagène (Lepetit, 2004). Par conséquent, il pourrait être suggéré que dans notre étude, la viande de BB culards a montré une dureté myofibrillaire réduite par rapport aux deux autres races, responsable d'une plus grande tendreté à j8.

Enfin, ajoutons que, bien que les pertes de jus à la cuisson peuvent influencer la dureté finale de la viande — des pertes élevées conduisant à une augmentation de la dureté (Christensen *et al.*, 2000 ; Combes *et al.*, 2003) —, dans notre étude, la corrélation entre ces deux paramètres ($r = 0,24$) a été non significative. Selon Monsón et collaborateurs (2004), les différences de tendreté de la viande entre races et entre animaux tendent à diminuer au fur et à mesure de la maturation. Nos résultats confirment ces observations puisque les différences de force maximale de cisaillement entre les trois races ont diminué entre j2 et j8 (6,6 vs 4,8 N aux jours 2 et 8, respectivement), de même que la variabilité de la force maximale de cisaillement au sein de chaque race. Les écarts-types calculés à j8 ont en effet été inférieurs à ceux calculés à j2, et ce, quelle que soit la race considérée, même si les AA ont présenté une diminution moins franche. Les coefficients de variation correspondants ont par ailleurs été de 16, 16 et 26 % pour les BB, les LIM et les AA, respectivement. Par conséquent, comme décrit par Monsón et collaborateurs (2004), on ne peut que constater une tendance à l'homogénéisation de la tendreté avec la maturation. Cependant, il faut également observer qu'à j8, les AA ont présenté une variabilité *intra* race encore importante, à l'opposé des BB et des LIM. Deux hypothèses peuvent donc être formulées par rapport à ce dernier point. Il est tout d'abord possible que la viande d'AA nécessite une période de maturation plus longue par rapport à celle des BB ou des LIM, période qui permettrait à la protéolyse *post mortem* de se poursuivre. Par ailleurs, on ne peut exclure une éventuelle influence d'un collagène structuré résiduel au sein de la viande cuite d'AA, responsable de la persistance d'un large coefficient de variation à j8, ce qui, dans ce cas, rendrait toute augmentation de la durée de maturation superflue.

Bien que l'on puisse s'interroger sur les différences de tendreté enregistrées à j8, celles-ci restent, rappelons-le, non significatives. Si l'on se place au niveau du consommateur, il est donc difficile de caractériser l'une ou l'autre viande « de plus tendre ». Par contre, il apparaît clairement que la viande d'AA présente, à ce niveau, une variabilité beaucoup plus importante que les deux autres races, élément susceptible d'être pris en considération par le consommateur.

Tableau I. Ecart-types des teneurs intramusculaires en lipides totaux (g/100 g de muscle) dans les muscles *Longissimus thoracis* (LT), *Rectus abdominis* (RA) et *Semitendinosus* (ST), pris séparément ou confondus, chez les taurillons Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

	BB	LIM	AA
LT	0,16	0,44	0,63
RA	0,16	0,49	0,50
ST	0,05	0,20	0,27
LT, RA et ST	0,16	0,57	0,83

Tableau II. Coefficients de corrélation entre les paramètres mesurant la couleur de la viande et les activités des enzymes représentatives du type métabolique de fibres musculaires

	COX	LDH
Couleur à j2		
L*	- 0,531***	0,487**
a*	0,677***	- 0,522**

COX : cytochrome-*c* oxydase, LDH : lactate déshydrogénase ; ** : $P < 0,01$, *** : $P < 0,001$.

Figure 1. Relation entre la proportion de tissu conjonctivo-adipeux dans la carcasse (%) et la teneur intramusculaire en lipides (%) au sein du muscle *Longissimus thoracis* chez des taurillons de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

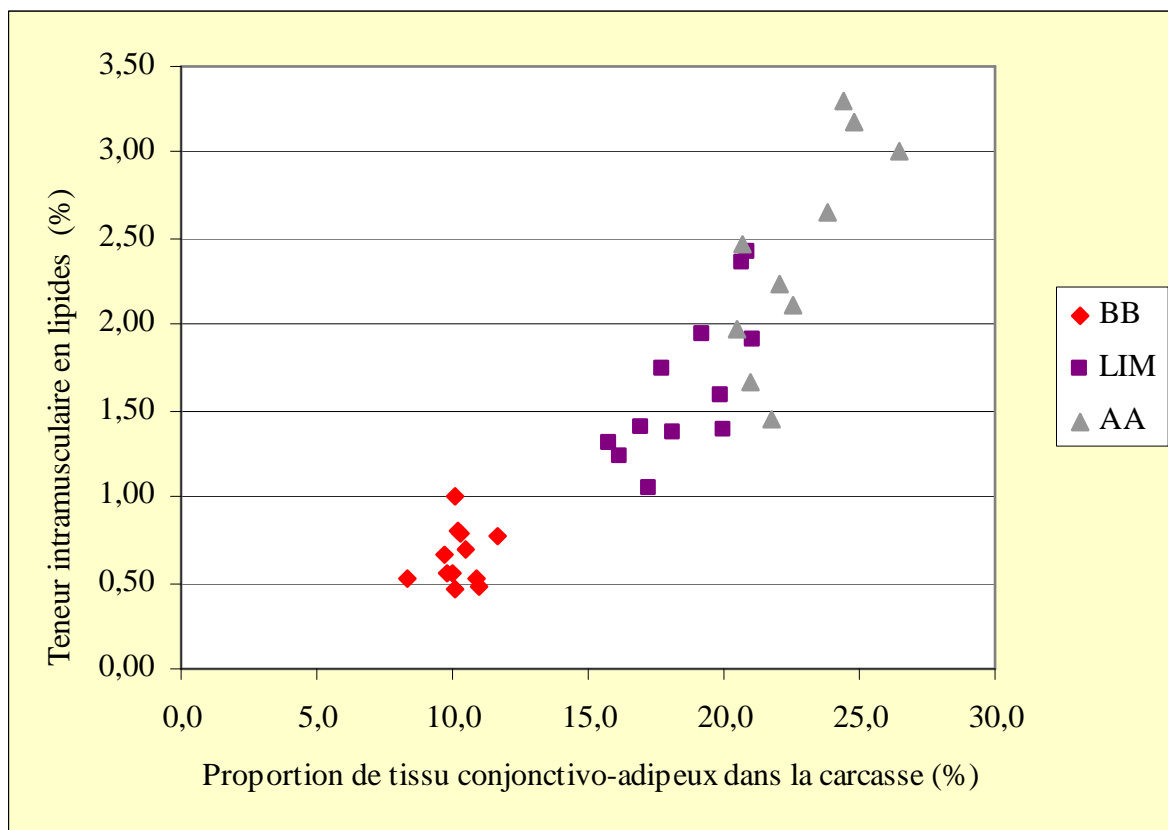


Figure 2. Relation entre la proportion de tissu conjonctivo-adipeux dans la carcasse (%) et la teneur intramusculaire en lipides (%) au sein du muscle *Rectus abdominis* chez des taurillons de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

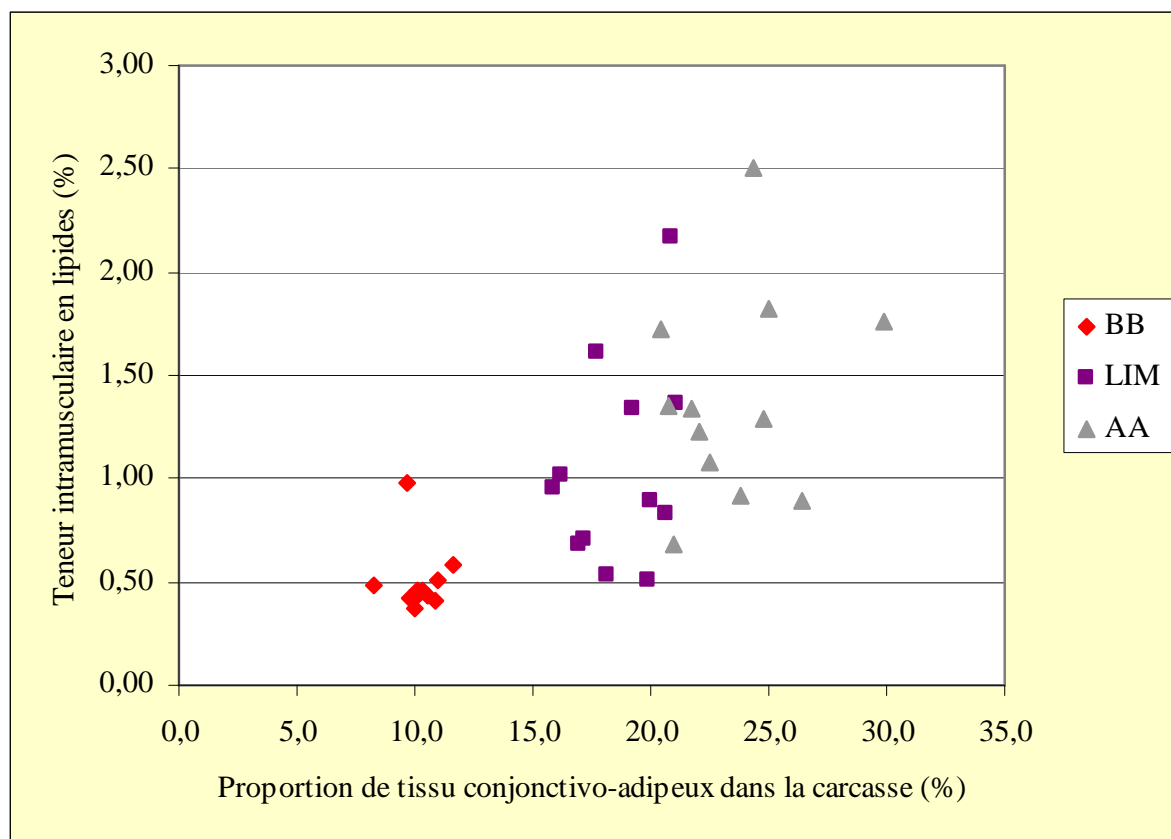


Figure 3. Relation entre la proportion de tissu conjonctivo-adipeux dans la carcasse (%) et la teneur intramusculaire en lipides (%) au sein du muscle *Semitendinosus* chez des taurillons de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

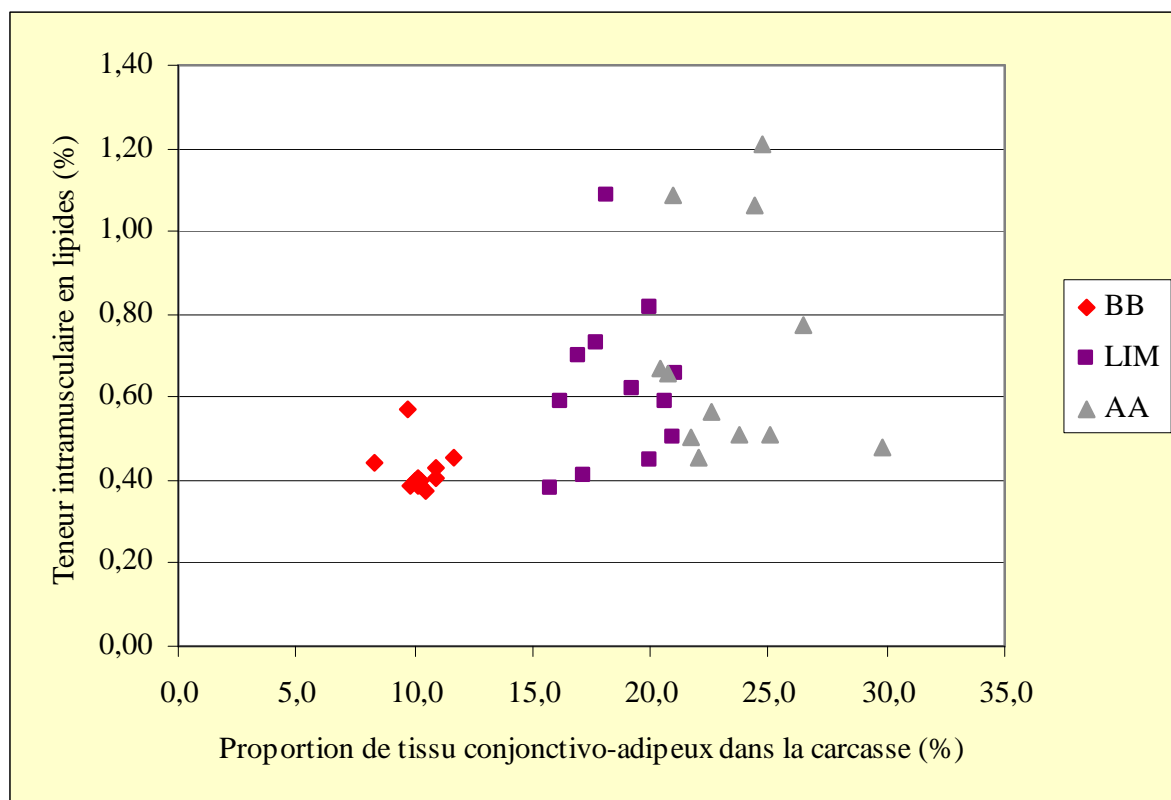
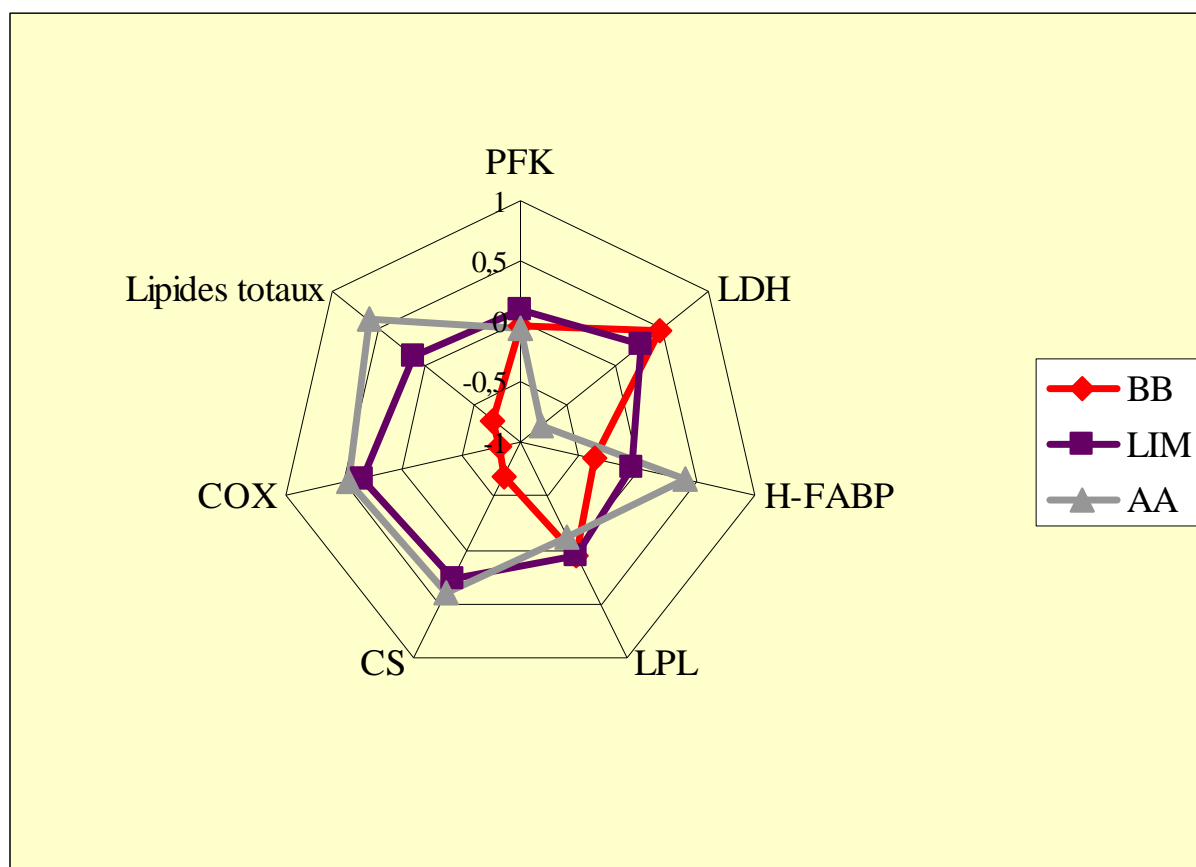
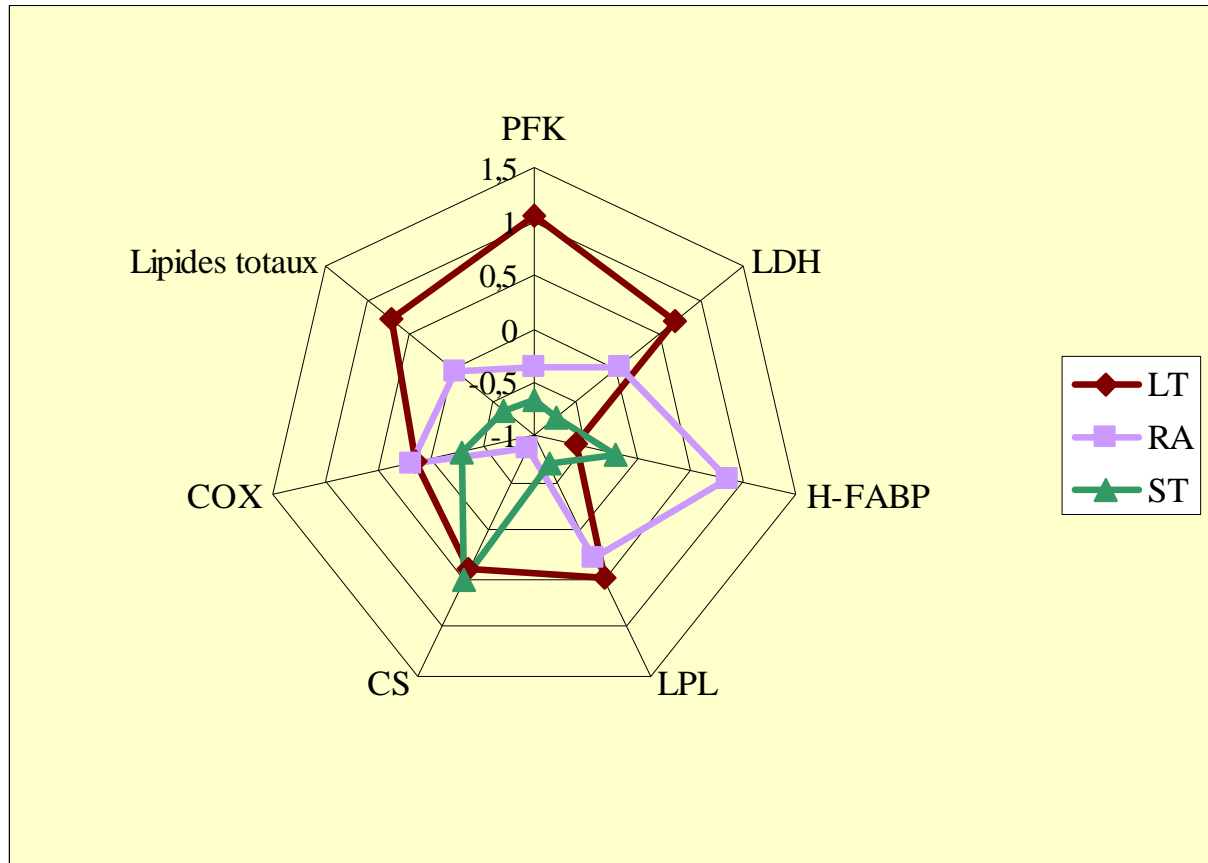


Figure 4. Influence de la race sur les caractéristiques métaboliques musculaires et la teneur intramusculaire en lipides de jeunes taurillons en croissance-engraissement (variables centrées réduites)



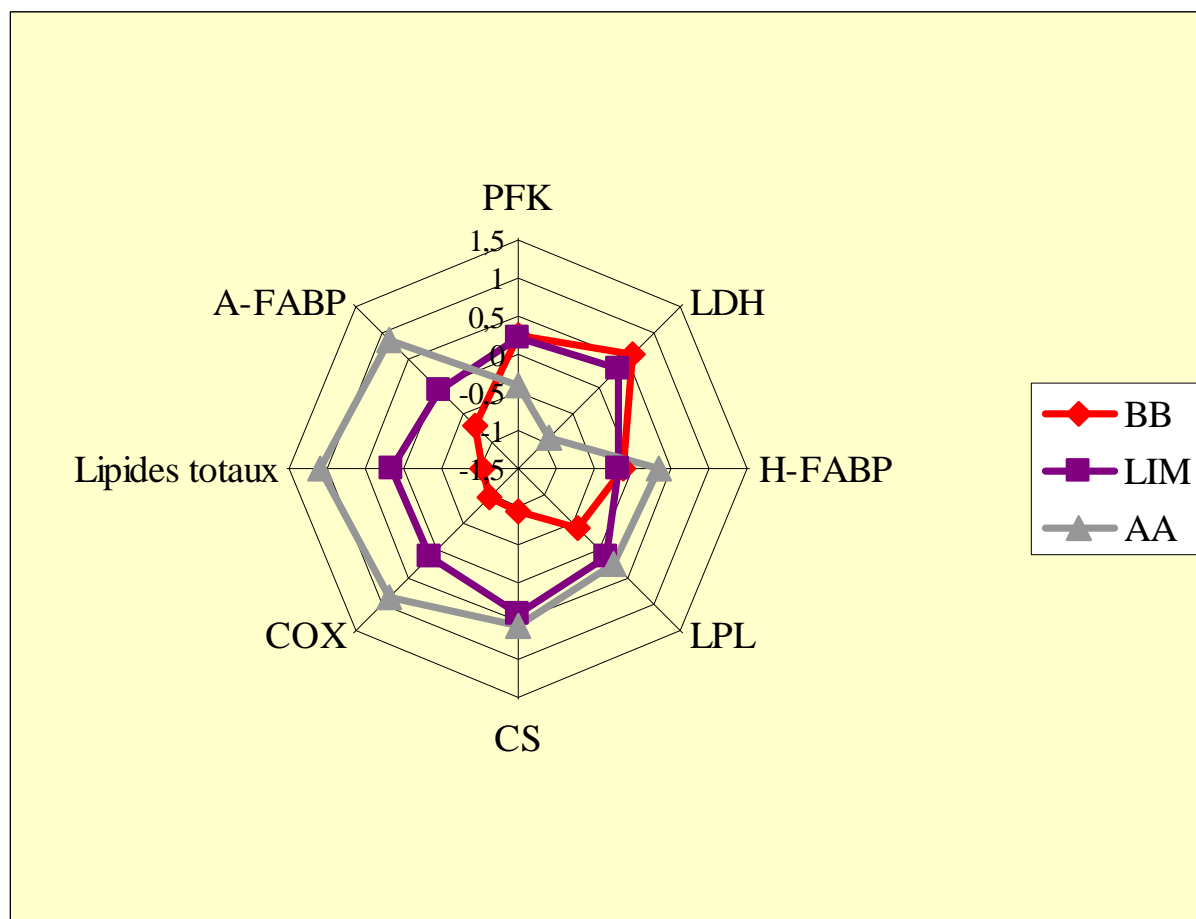
BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; PFK : phosphofructokinase, LDH : lactate déshydrogénase, H-FABP : *heart-fatty acid binding protein*, LPL : lipoprotéine lipase, CS : citrate synthase, COX : cytochrome-*c* oxydase.

Figure 5. Influence du muscle sur les caractéristiques métaboliques musculaires et la teneur intramusculaire en lipides de jeunes taurillons en croissance-engraissement (variables centrées réduites)



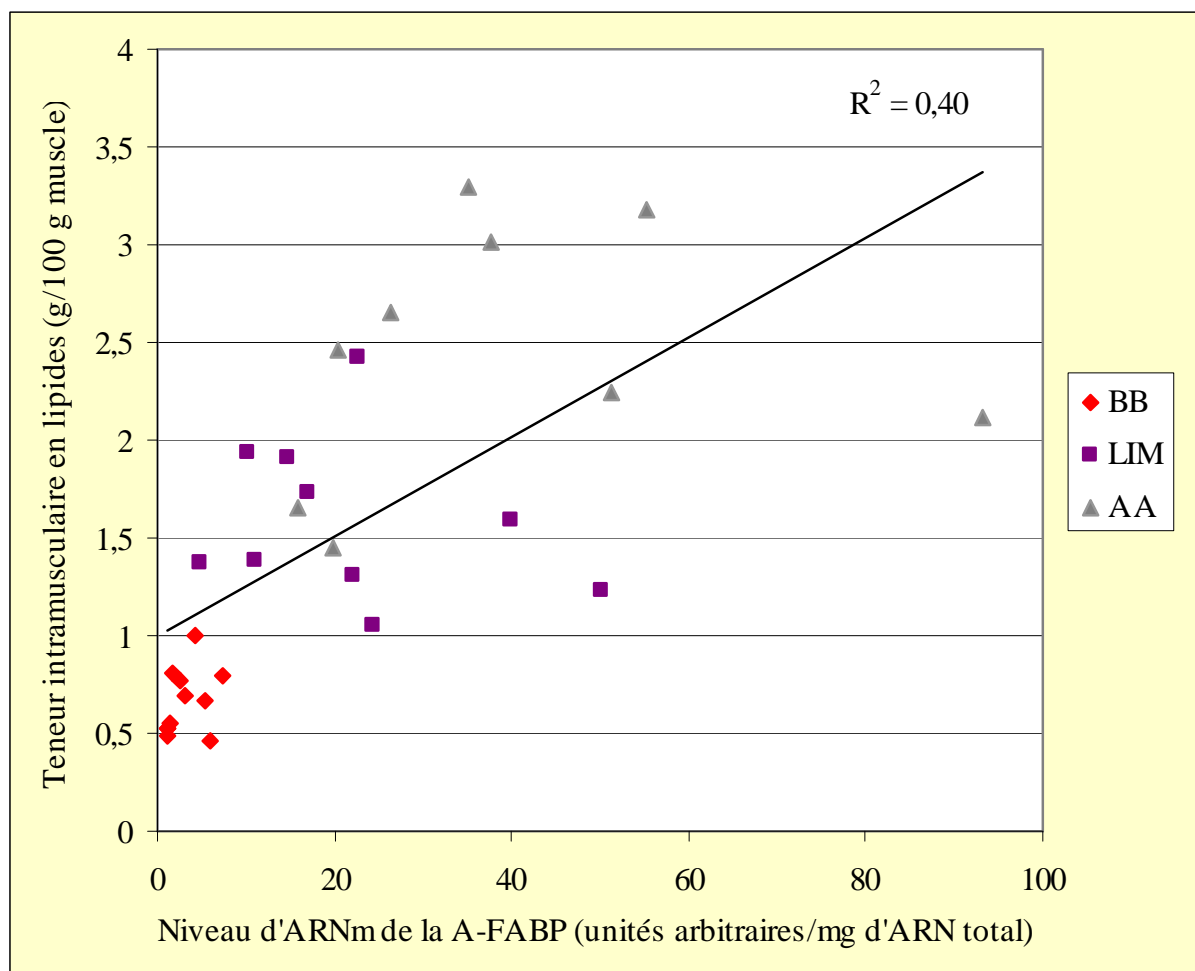
LT : *Longissimus thoracis*, RA : *Rectus abdominis*, ST : *Semitendinosus* ; PFK : phosphofructokinase, LDH : lactate déshydrogénase, H-FABP : *heart-fatty acid binding protein*, LPL : lipoprotéine lipase, CS : citrate synthase, COX : cytochrome-c oxydase.

Figure 6. Influence de la race sur les caractéristiques métaboliques et la teneur en lipides du muscle *Longissimus thoracis* chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement (variables centrées réduites)



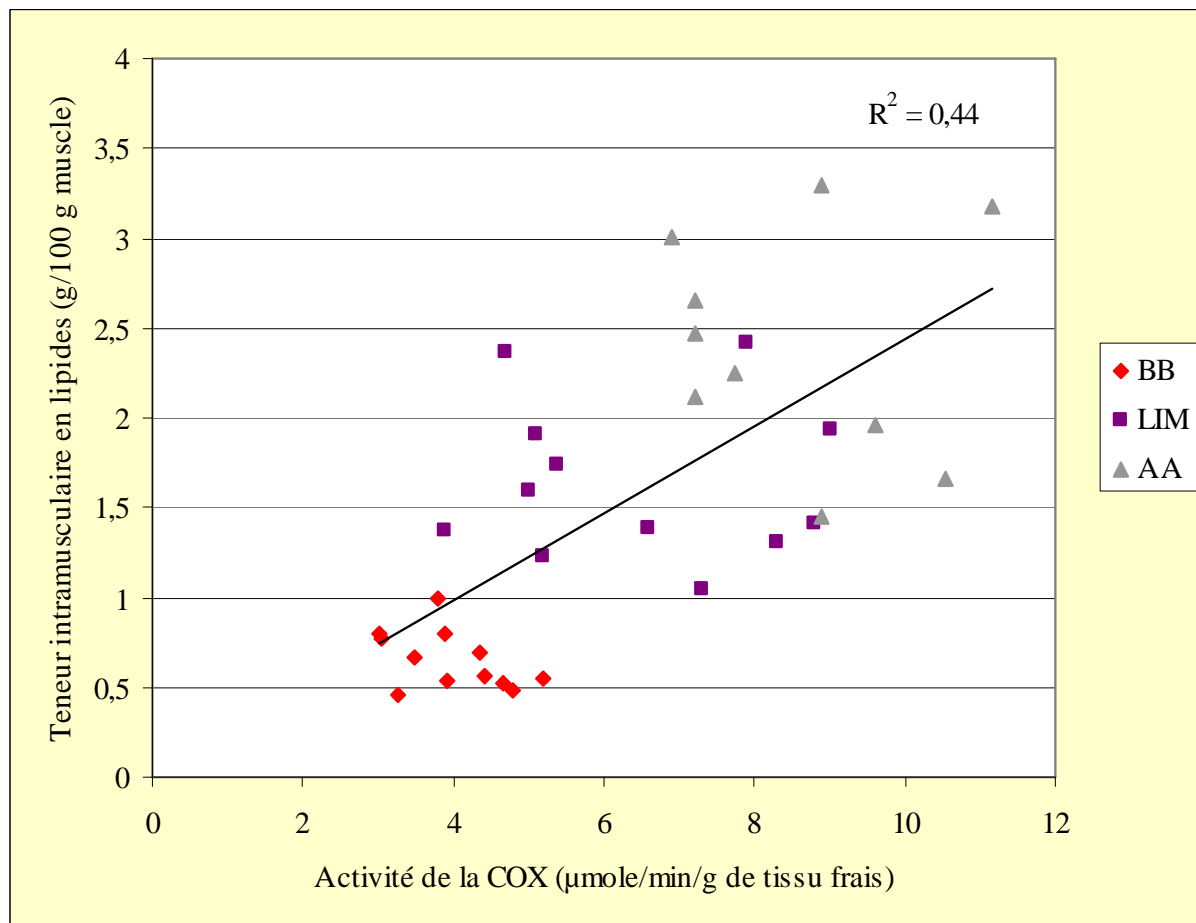
BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; PFK : phosphofructokinase, LDH : lactate déshydrogénase, H-FABP : *heart-fatty acid binding protein*, LPL : lipoprotéine lipase, CS : citrate synthase, COX : cytochrome-c oxydase, A-FABP : *adipocyte-fatty acid binding protein*.

Figure 7. Relation entre le niveau d'expression de l'*adipocyte-fatty acid binding protein* (A-FABP) et le contenu intramusculaire en lipides dans le muscle *Longissimus thoracis* de jeunes taurillons en croissance-engraissement



BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus.

Figure 8. Relation entre l'activité de la cytochrome-c oxydase (COX) et le contenu intramusculaire en lipides dans le muscle *Longissimus thoracis* de jeunes taurillons en croissance-engraissement



BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus.

Figure 9. Relation entre la teneur intramusculaire en lipides totaux (g/100 g de muscle) et les teneurs intramusculaires en acides gras saturés (AGS), monoinsaturés (AGMI) et polyinsaturés (AGPI) au sein du muscle *Longissimus thoracis* de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

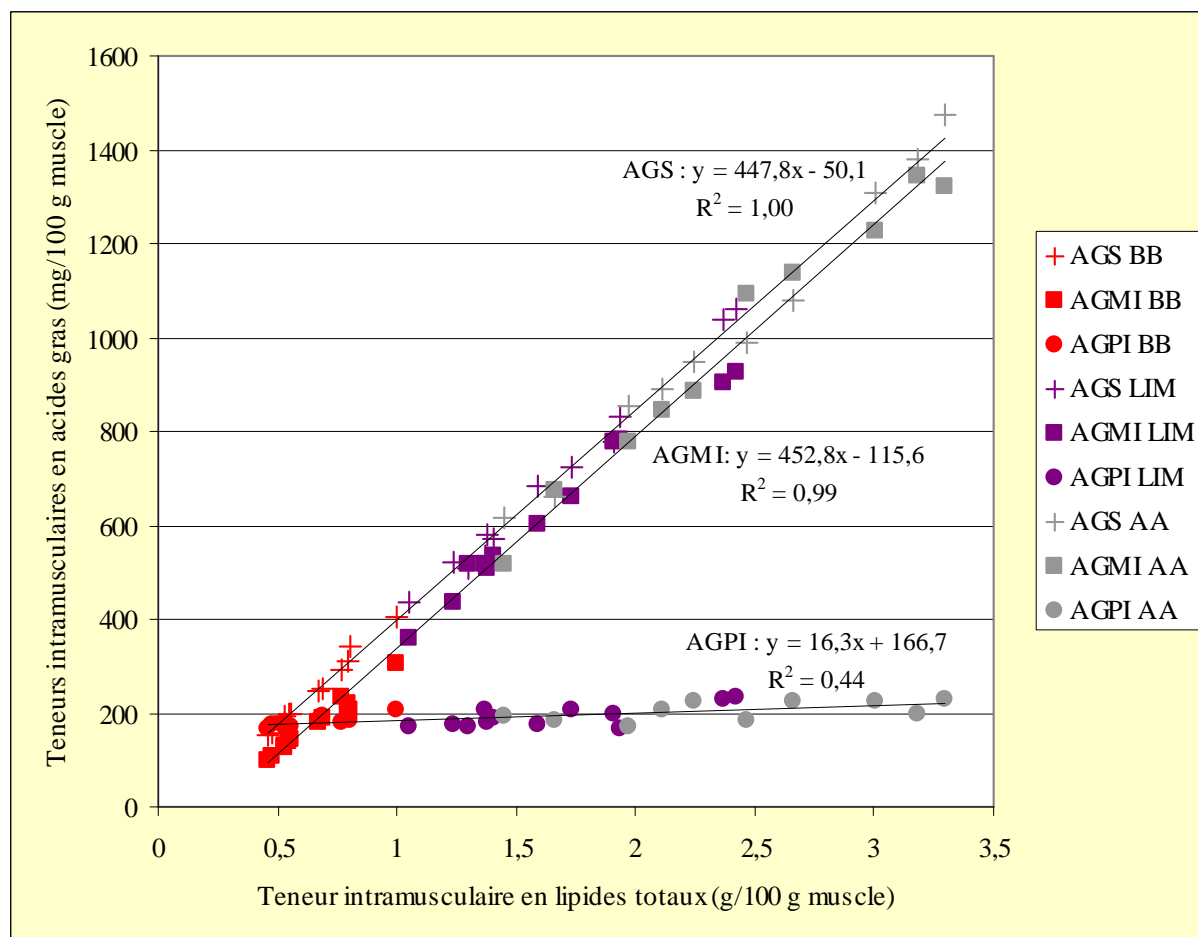


Figure 10. Relation entre la teneur intramusculaire en lipides totaux (g/100 g de muscle) et les teneurs intramusculaires en acides gras saturés (AGS), monoinsaturés (AGMI) et polyinsaturés (AGPI) au sein du muscle *Rectus abdominis* de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)

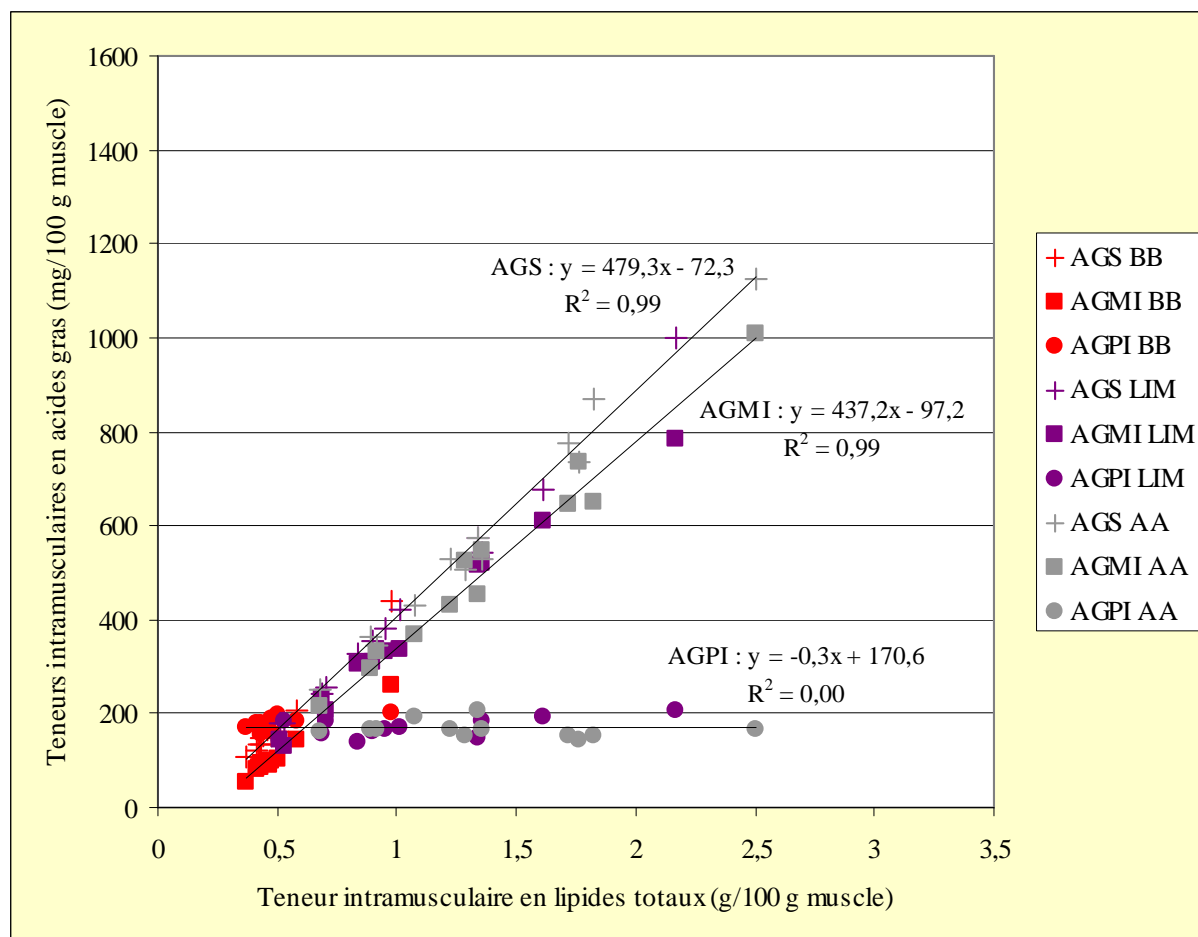
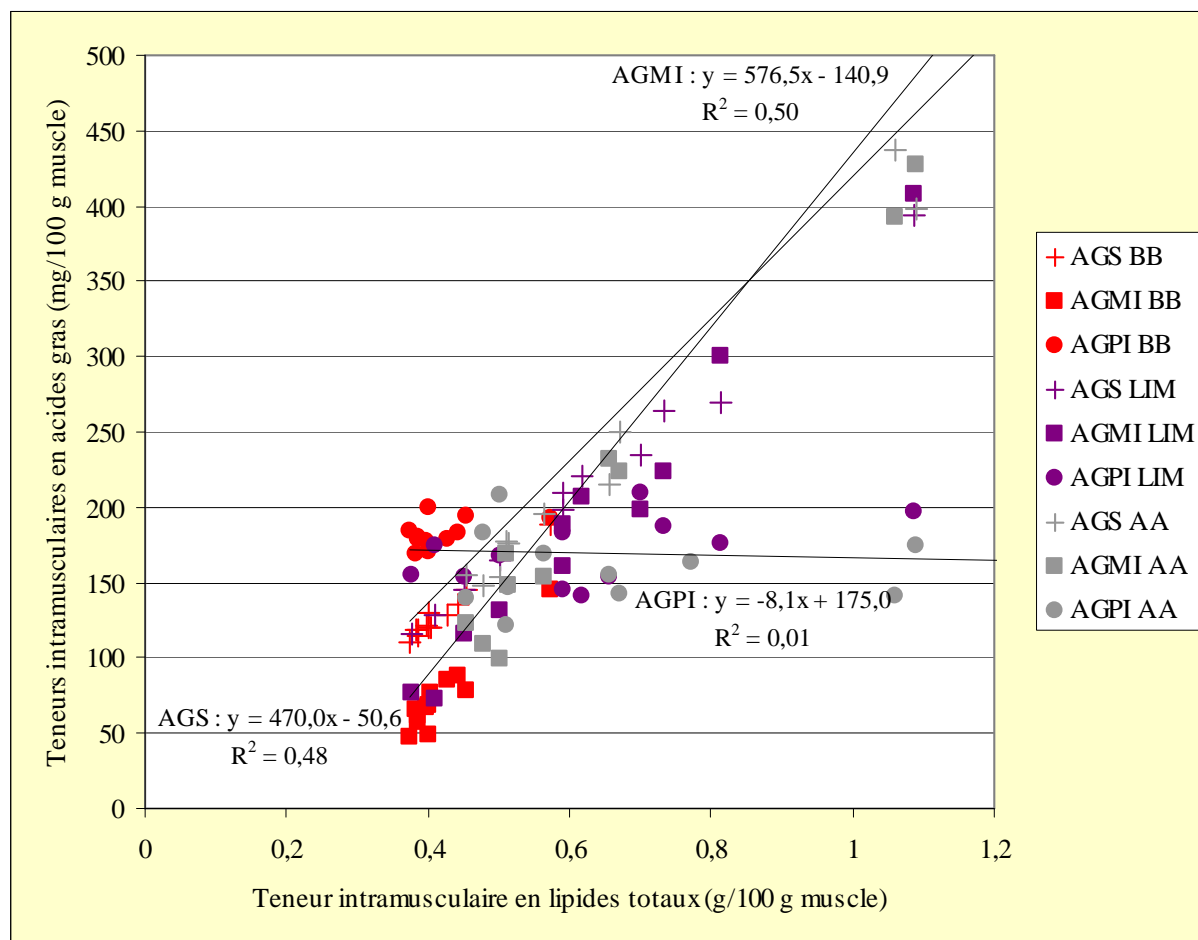


Figure 11. Relation* entre la teneur intramusculaire en lipides totaux (g/100 g de muscle) et les teneurs intramusculaires en acides gras saturés (AGS), monoinsaturés (AGMI) et polyinsaturés (AGPI) au sein du muscle *Semitendinosus* de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)



* Echelles différentes par rapport aux figures 9 et 10.

Figure 12. Relation entre la teneur intramusculaire en lipides totaux (g/100 g de muscle) et les teneurs intramusculaires en acides gras saturés (AGS), monoinsaturés (AGMI) et polyinsaturés (AGPI) au sein des muscles *Longissimus thoracis*, *Rectus abdominis* et *Semitendinosus* chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Aberdeen Angus (AA)

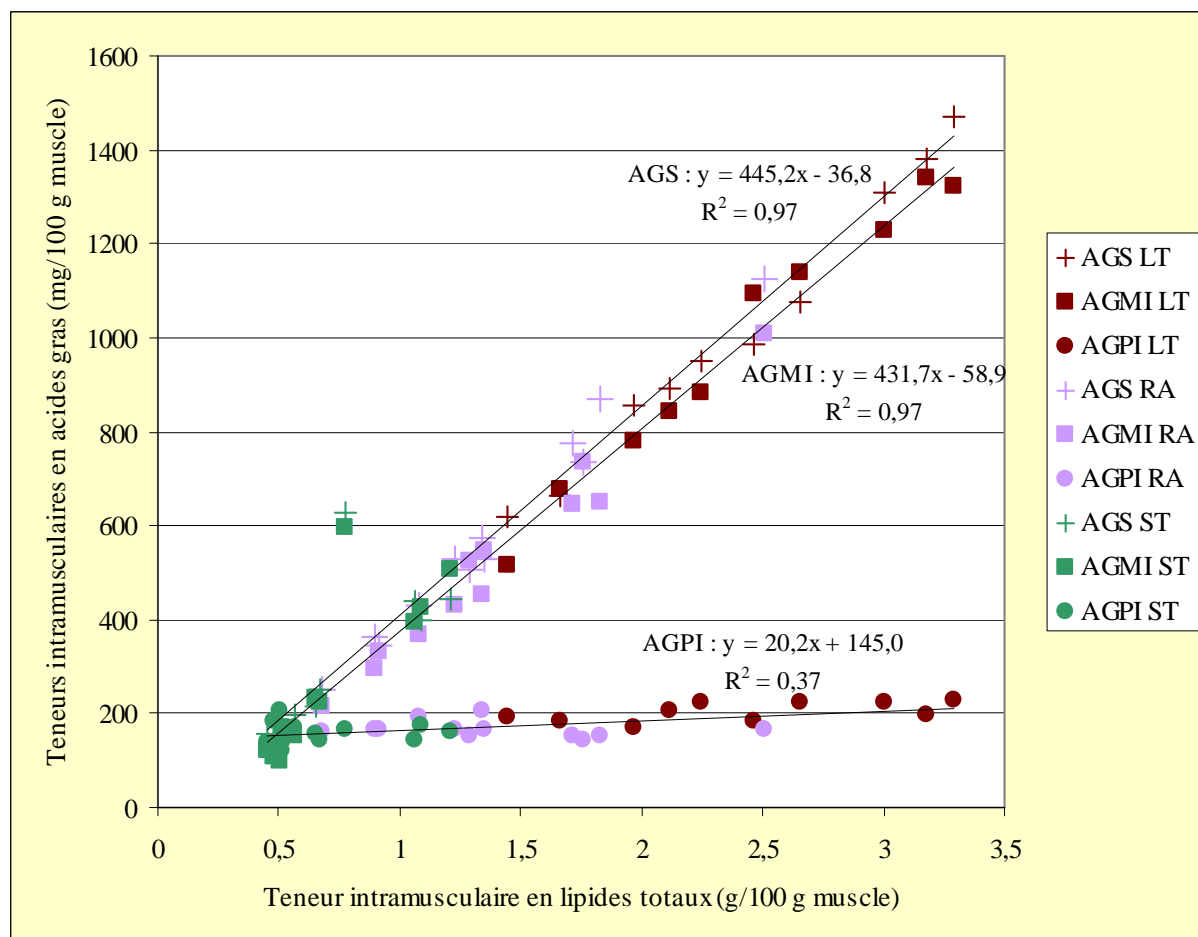


Figure 13. Relation entre la teneur intramusculaire en lipides totaux (g/100 g de muscle) et les teneurs intramusculaires en acides gras saturés (AGS), monoinsaturés (AGMI) et polyinsaturés (AGPI) au sein des muscles *Longissimus thoracis*, *Rectus abdominis* et *Semitendinosus* chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Limousin (LIM)

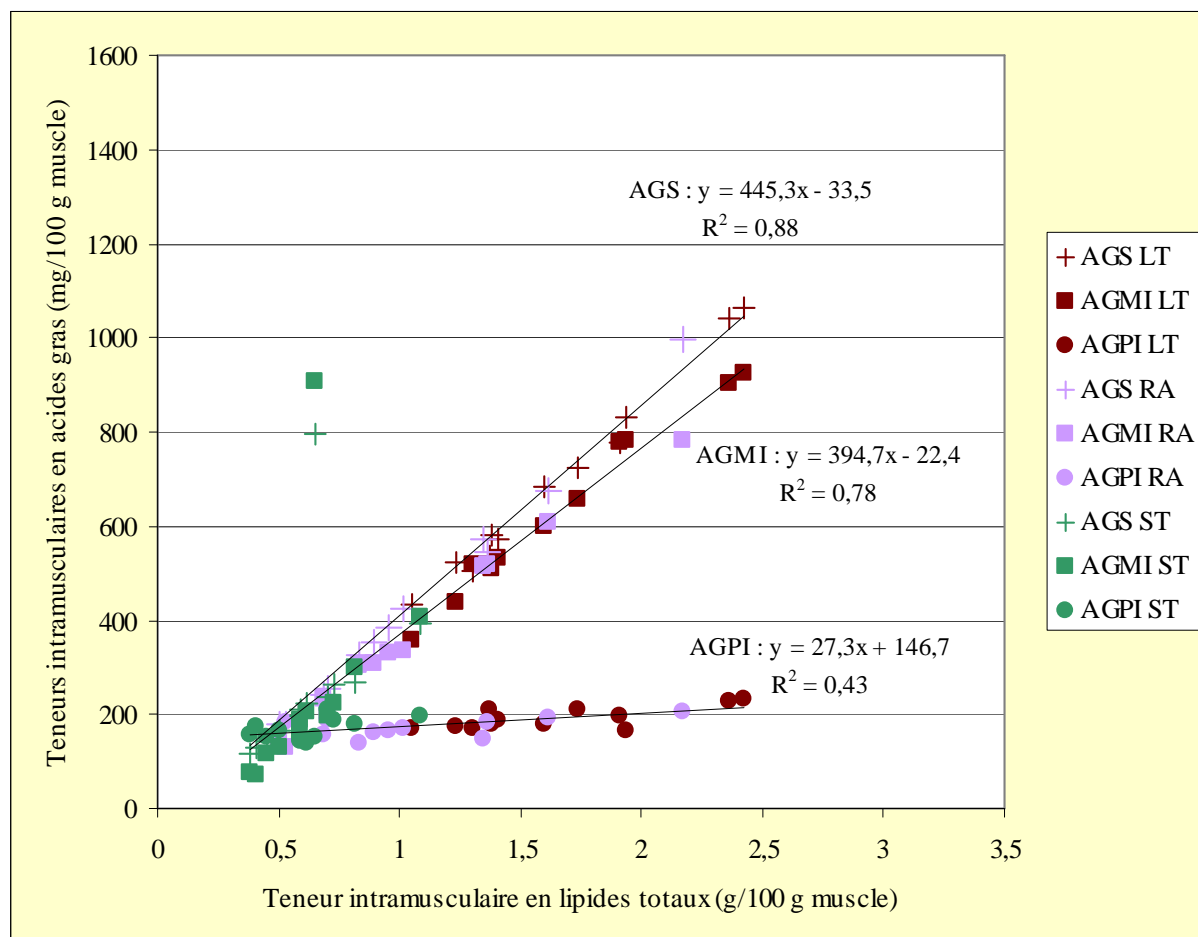
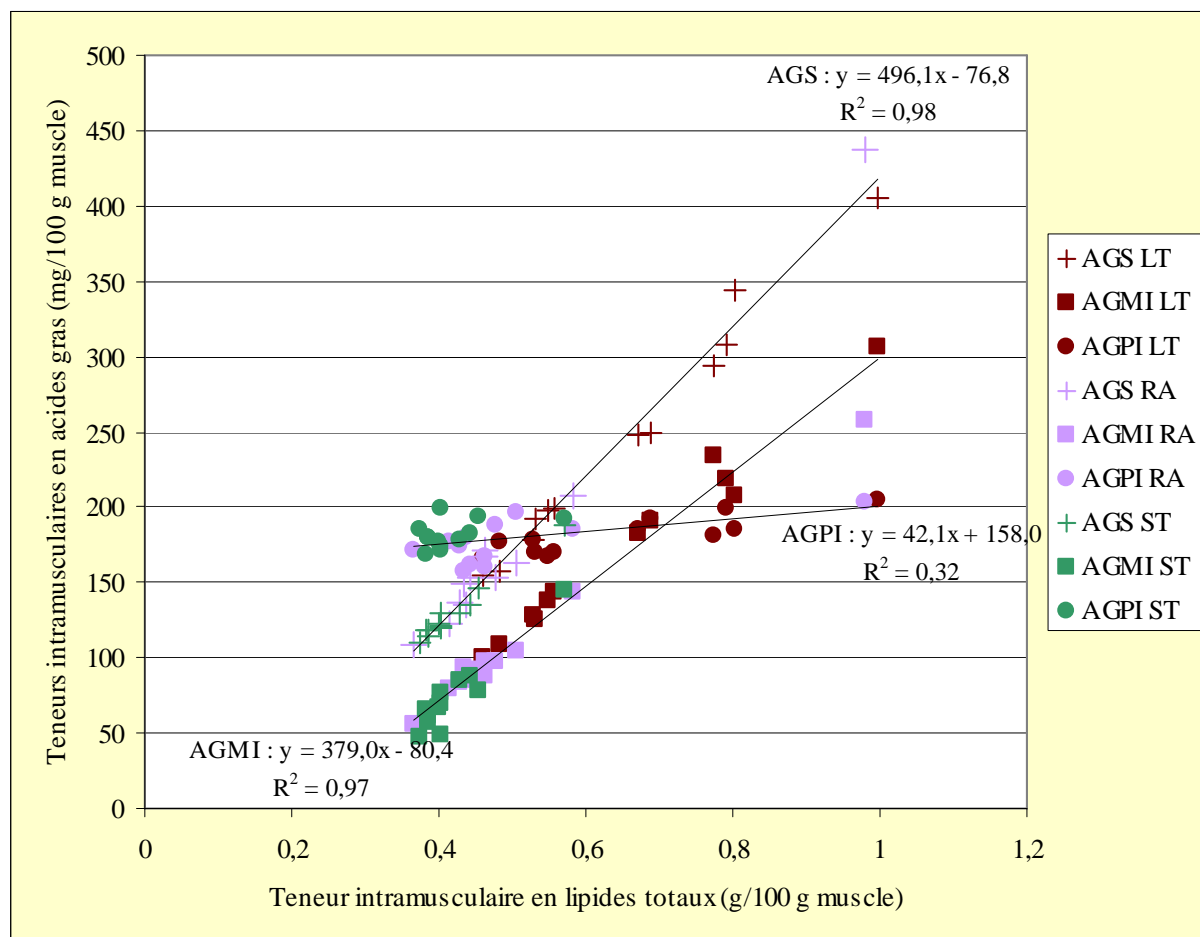
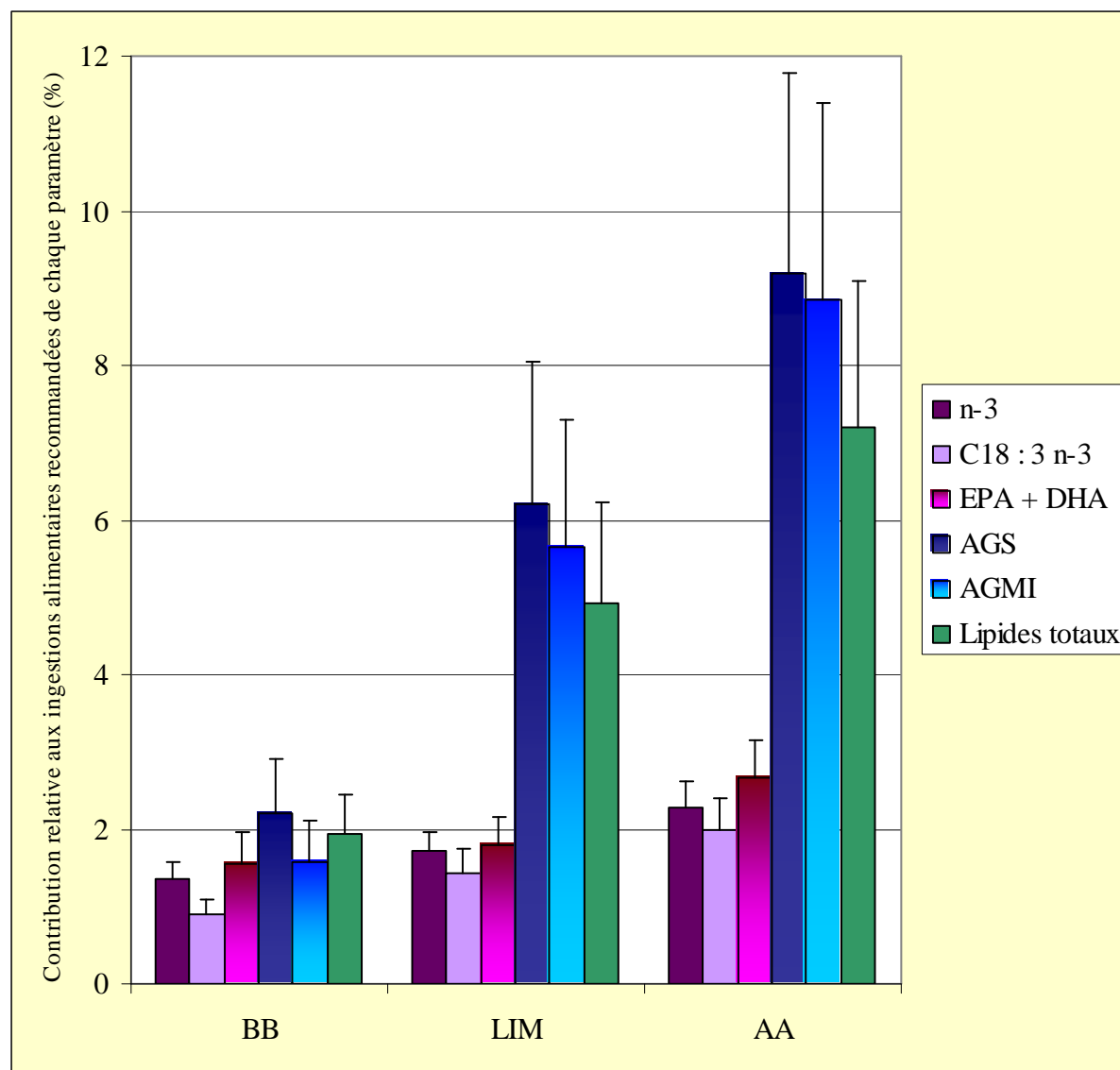


Figure 14. Relation* entre la teneur intramusculaire en lipides totaux (g/100 g de muscle) et les teneurs intramusculaires en acides gras saturés (AGS), monoinsaturés (AGMI) et polyinsaturés (AGPI) au sein des muscles *Longissimus thoracis*, *Rectus abdominis* et *Semitendinosus* chez de jeunes taurillons en croissance-engraissement de race Blanc Bleu Belge (BB)



* Echelles différentes par rapport aux figures 12 et 13.

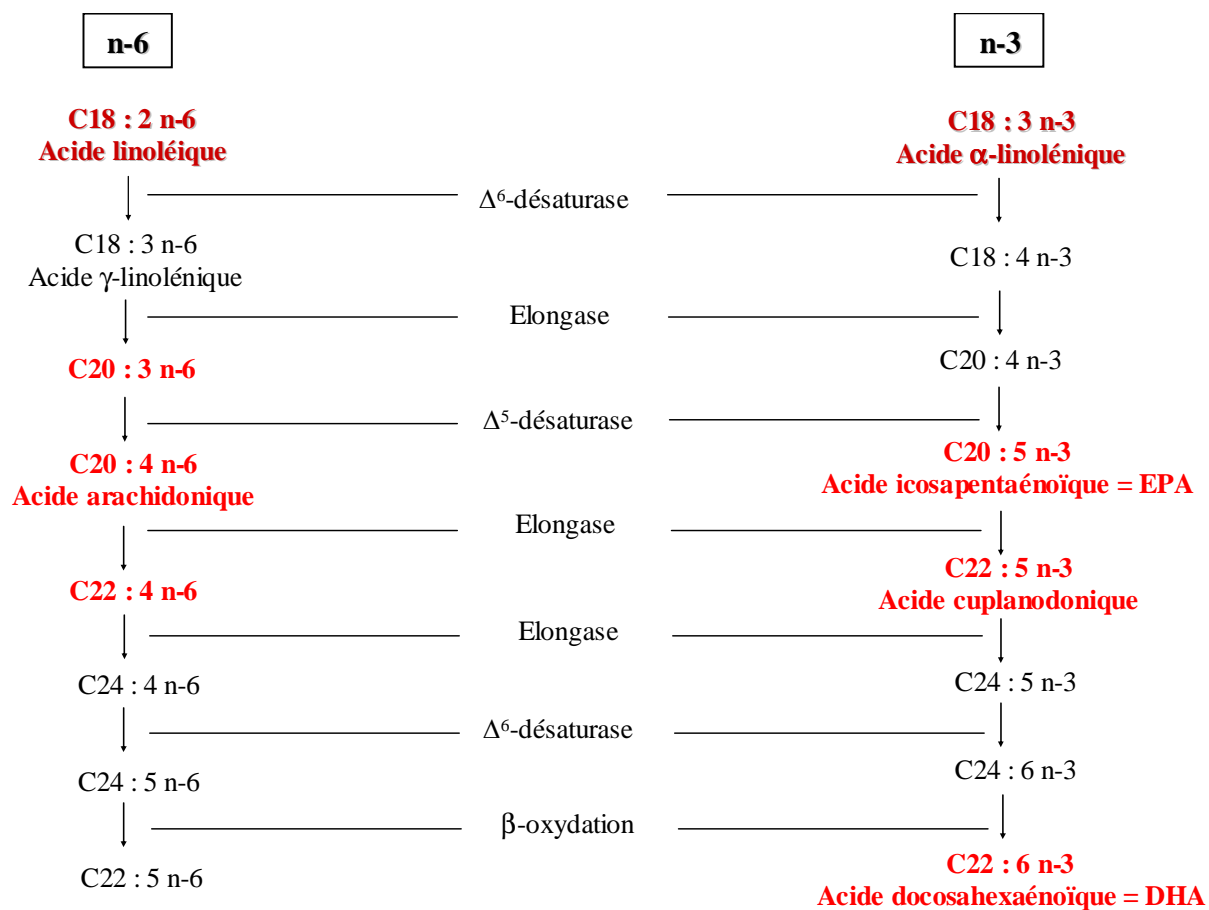
Figure 15. Influence de la race sur la contribution d'un morceau de 200 g de *Longissimus thoracis* aux ingestions alimentaires recommandées en différents acides gras et en lipides totaux pour un régime humain de 2000 kcal. Les données sont exprimées en % des valeurs recommandées pour chaque paramètre considéré individuellement*.



* 100 % sur le graphique signifie : a) pour les acides gras n-3 : 1,3 à 2 % des ingestions d'énergie ; b) pour le C18 : 3 n-3 : 1 % des ingestions d'énergie ; c) pour l'EPA + DHA : 0,3 % des ingestions d'énergie ; d) pour les AGMI : 10 % des ingestions d'énergie ; e) pour les AGS : 10 % des ingestions d'énergie ; f) pour les lipides totaux : 30 % des ingestions d'énergie. Pour un paramètre donné, une valeur de 100 % sur le graphique signifierait donc que les valeurs recommandées sont atteintes pour ce paramètre, et que les besoins en ce paramètre sont comblés.

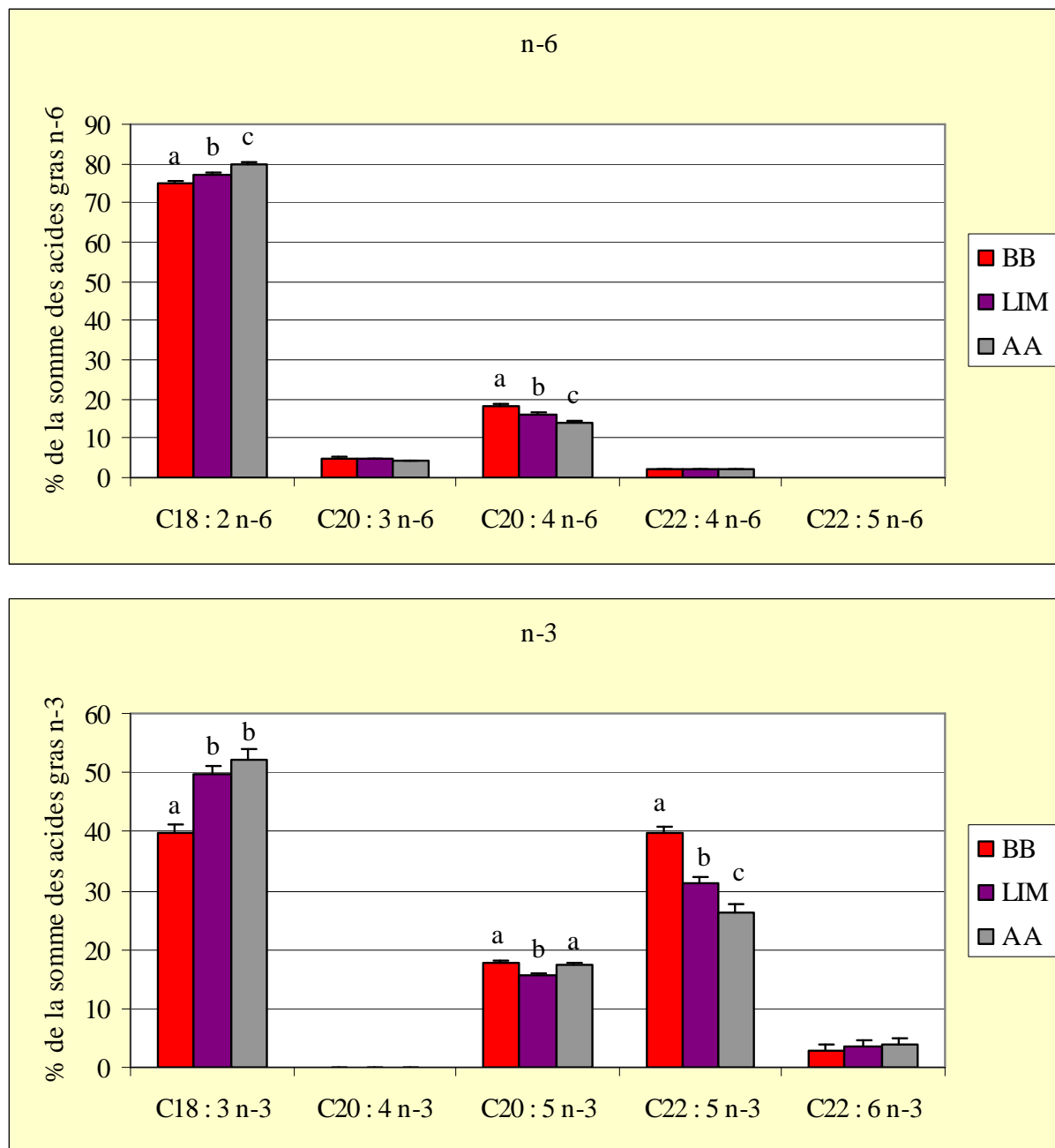
BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus ; EPA : acide icosapentaénoïque, DHA : acide docosahexaénoïque, AGS : acides gras saturés, AGMI : acides gras monoinsaturés.

Figure 16. Conversion des acides gras essentiels C18 : 2 n-6 et C18 : 3 n-3 en acides gras à plus longue chaîne (Raisonnier *et al.*, 2004)*



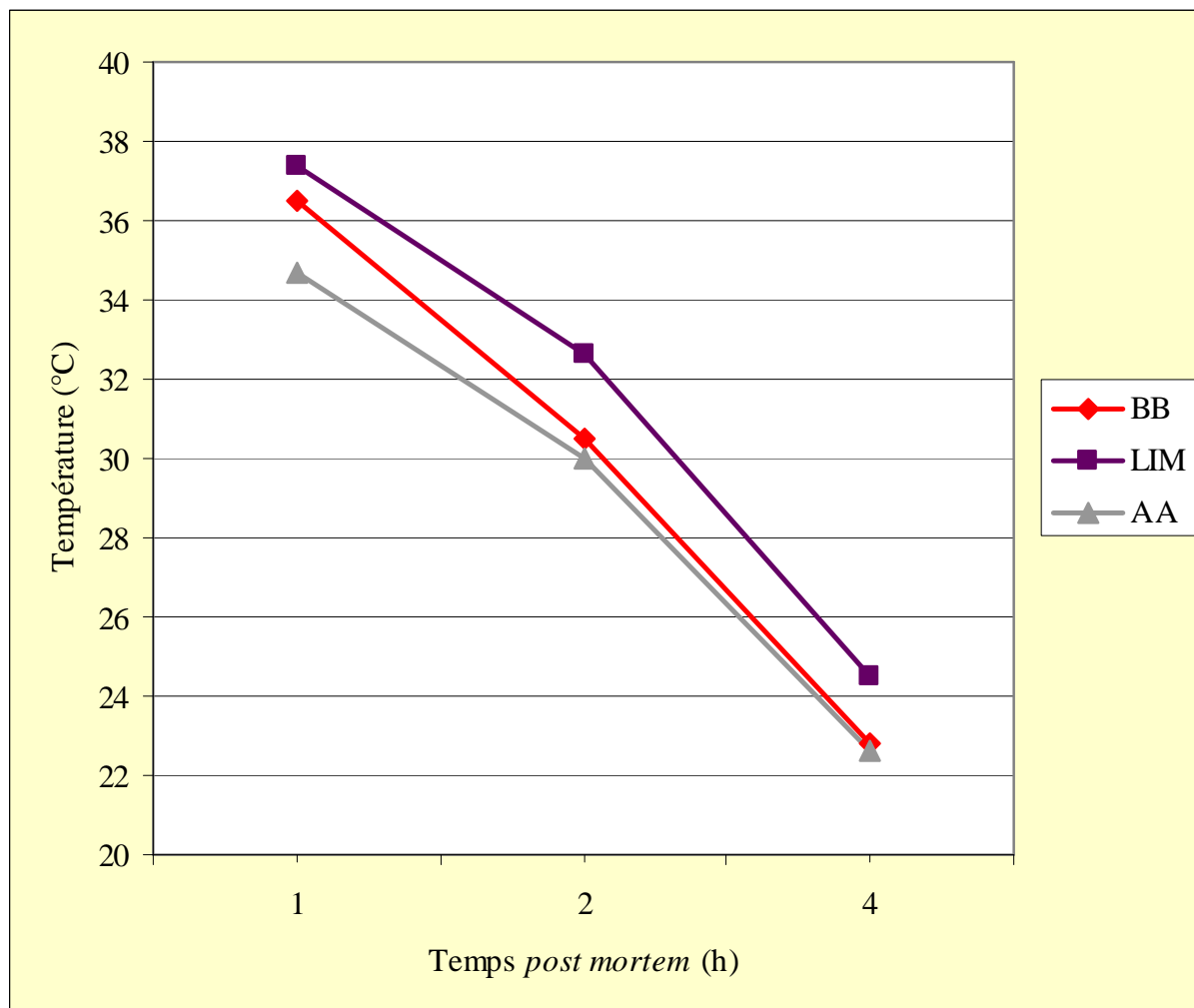
* En rouge : acides gras mis en évidence dans notre étude.

Figure 17. Influence de la race sur les proportions relatives d'acides gras n-6 et n-3 au sein de leur série respective dans le muscle *Longissimus thoracis* de jeunes taurillons en croissance-engraissement



a, b, c : données significativement différentes ($P < 0,05$) ; BB : Blanc Bleu Belge, LIM : Limousin, AA : Aberdeen Angus.

Figure 18. Evolution de la température *post mortem* au sein du muscle *Longissimus thoracis* de jeunes taurillons de races Blanc Bleu Belge (BB), Limousin (LIM) et Aberdeen Angus (AA)



V. Conclusions et perspectives

Pour la première fois, une étude comparative a été menée au niveau de trois races bovines bouchères extrêmes, BB culards, LIM et AA, afin de tester l'effet de deux régimes à pouvoir glucogénique contrasté — l'un à base de céréales et l'autre à base de pulpes séchées — sur les performances de finition, en supposant qu'une disponibilité différenciée du glucose influence le dépôt de gras intramusculaire.

La nature du régime alimentaire a eu peu d'influences sur l'ensemble des paramètres mesurés. Ceci est vraisemblablement lié aux trop grandes similitudes entre les deux régimes utilisés sur le plan des caractéristiques nutritionnelles — teneurs en énergie et en protéines similaires — et sur celui des caractéristiques alimentaires — mêmes ingrédients et différences modérées de proportions d'incorporation —. Des teneurs encore plus élevées en céréales ou l'ajout de fourrages auraient vraisemblablement induit des différences plus marquées mais auraient conduit à des situations incompatibles avec un engraissement normal. L'hypothèse d'une influence de la disponibilité en glucose sur les dépôts de gras intramusculaire n'a donc pas pu être vérifiée. Ceci n'exclut pas sa validité, mais traduit l'impossibilité pratique de tirer avantage de différences métaboliques dans le cadre de rations classiques de finition.

Dans le contexte belge de la production de viande bovine par les taurillons, on ne peut pas, *a priori*, définir une des trois races utilisées dans cette étude comme étant zootechniquement plus performante que les deux autres sur le plan de la vitesse de croissance ou du poids final d'engraissement. Néanmoins, il faut admettre que les BB culards se caractérisent par des ingestions en MS réduites, ce qui peut constituer un avantage en termes de coûts de production. Par ailleurs, les BB culards expriment également une supériorité par rapport aux deux autres races du point de vue de la transformation. Caractérisés par un rendement nettement supérieur à celui des LIM et des AA, ils sont également pourvus de carcasses plus musclées. Les LIM et les AA sont quant à eux caractérisés par des carcasses relativement grasses, un élément susceptible d'affecter négativement le prix de vente des animaux.

La teneur en graisse intramusculaire est par contre un paramètre apprécié différemment selon les consommateurs et selon les régions du monde. En Australie, au Japon et en Amérique du Nord, par exemple, le persillé de la viande est plutôt considéré comme un critère de qualité par les consommateurs. Dans ce cadre, la race BB présente des caractéristiques de viande pouvant être qualifiées de très maigres, mais surtout très constantes, même entre muscles. La race AA présente, à

l'opposé, une viande dont la teneur en lipides est toujours supérieure à celle du BB et est très variable, ce qui pourrait conférer à la qualité de la viande d'AA un caractère relativement aléatoire.

L'analyse des caractéristiques métaboliques musculaires permet d'apporter des éclaircissements sur la variabilité du gras intramusculaire. Le dépôt intramusculaire de graisse est ainsi associé à un métabolisme plus oxydatif. Par ailleurs, au sein des différentes voies métaboliques pouvant contribuer à la variabilité du gras intramusculaire, il apparaît que l'expression de la A-FABP et l'activité de la COX pourraient constituer des indicateurs inter-raciaux de la capacité des taurillons à déposer du gras.

L'analyse de la composition musculaire en acides gras montre des différences considérables entre les trois races. Cependant, les étroites corrélations entre, d'une part, les teneurs en acides gras saturés et monoinsaturés et, d'autre part, la teneur en graisse intramusculaire, indiquent que c'est vraisemblablement la teneur intramusculaire en lipides qui pilote la majeure partie de la variation totale. En conséquence, si l'on se réfère aux recommandations nutritionnelles actuelles, notre étude montre que la viande issue de taurillons BB culards offre un avantage évident en termes de réduction de la consommation d'acides gras saturés, d'acides gras monoinsaturés et de graisse totale. Ce n'est pas le cas sur le plan des acides gras polyinsaturés, et plus particulièrement au niveau des apports en acides gras n-3. En effet, les différences qui existent entre les races au niveau du contenu en acides gras n-3 dans le muscle sont d'une importance mineure à l'échelle du consommateur, étant donné la très faible contribution de la viande de taurillons aux ingestions alimentaires recommandées en acides gras de cette série. Par conséquent, lors d'engraissement à l'aide de régimes classiques riches en concentrés, la viande de taurillons, qu'elle soit maigre ou grasse, ne constitue en aucun cas une source significative d'acides gras polyinsaturés n-3.

Du point de vue organoleptique, des différences raciales se remarquent au niveau de la couleur de la viande et des pertes de jus. La viande issue des animaux de race BB se place dans une catégorie que l'on peut qualifier de claire et, curieusement, de teinte plus rouge, perdant plus de jus par écoulement mais moins à la cuisson. Qui plus est, l'évolution de la teinte rouge au cours du stockage montre que les races dotées d'un métabolisme plus oxydatif telles que les AA, et, dans une moindre mesure, les LIM, sont également caractérisées par des viandes dont la couleur est moins stable. On ne peut distinguer les trois races sur le plan de la tendreté de leur viande. Cependant, les taurillons de race BB, ainsi que ceux de race LIM, montrent une réduction de la variabilité de la tendreté avec le temps, contrairement aux taurillons de race AA. Ceci devrait être un élément favorable aux yeux du consommateur, si on se réfère au critère de « constance de qualité » fréquemment évoqué dans les enquêtes relatives aux éléments susceptibles d'être pris en considération par les consommateurs de viande bovine.

En conclusion, dans nos conditions classiques d'engraissement, le BB culard reste, par rapport aux LIM et aux AA, la race la plus avantageuse en termes de réduction des coûts de production et de valorisation auprès du boucher. Dans une optique diététique, il affiche également sa supériorité si l'on

se réfère aux recommandations nutritionnelles actuelles visant à limiter les ingestions de matières grasses. De ces différents points de vue, notre étude conforte la position dominante du BB culard sur le marché belge. Cependant, elle montre aussi que les LIM et les AA, moyennant des coûts supérieurs à répercuter en aval de la filière, ont également leur place dans l'assiette du consommateur belge. Leur viande plus grasse pourrait ainsi être susceptible d'intéresser d'autres tranches de consommateurs, à la fois moins attentifs à l'argumentation diététique et plus soucieux des qualités gustatives de la viande.

VI. Bibliographie

Agabriel J., Giraud J.M., Petit M. 1986. Détermination et utilisation de la note d'engraissement en élevage allaitant. Bulletin Technique C.R.Z.V. Theix, INRA, 66, 43-50.

Anonyme. 1981. Règlement (CEE) n° 1208/81 du Conseil du 28 avril 1981 établissant la grille communautaire de classement des carcasses de gros bovins. Journal Officiel des Communautés Européennes, L 123, 0003-0006.

Anonyme. 1991a. Règlement (CEE) n° 1026/91 du Conseil du 22 avril 1991 modifiant le règlement (CEE) n° 1208/81 établissant la grille communautaire de classement des carcasses de gros bovins. Journal Officiel des Communautés Européennes, L 106, 0002-0003.

Anonyme. 1991b. Règlement (CEE) n° 2237/91 de la Commission du 26 juillet 1991 modifiant le règlement (CEE) n° 2930/81 arrêtant des dispositions complémentaires pour l'application de la grille communautaire de classement des carcasses de gros bovins. Journal Officiel des Communautés Européennes, L 204, 0011-0012.

Ansary M., Hanset R. 1979. Anatomical, physiological and biochemical differences between conventional and double-muscled cattle in the Belgian Blue and White breed. Livestock Production Science, 6, 5-13.

Association of Official Analytical Chemists. 1975. Official methods of analysis, 12th edition (ed. H. Horwitz). AOAC, Washington, DC.

Bailey A.J. 1985. The role of collagen in the development of muscle and its relationship to eating quality. Journal of Animal Science, 60, 1580-1587.

Barnola I., Hocquette J.F., Cassar-Malek I., Jurie C., Gentès G., Cabaraux J.F., Cuvelier C., Istasse L., Dufrasne I. 2005. Adipocyte fatty acid-binding protein expression and mitochondrial activity as indicators of intramuscular fat content in young bulls. In : Hocquette J.F., Gigli S. (Eds.), Indicators of milk and beef quality. EAAP Publication 112. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, pp. 419-424.

- Bas P., Sauvant D. 2001. Variations de la composition des dépôts lipidiques chez les bovins. *INRA Productions Animales*, 14, 311-322.
- Batjoens P., Van Hoof J., Vereecke D. 1990. De invloed van de spiervezelsamenstelling op enkele vlees kwaliteitskenmerken bij jonge stieren. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift*, 59, 84-89.
- Bekhit A.E.D., Faustman C. 2005. Metmyoglobin reducing activity. *Meat Science*, 71, 407-439.
- Berg R. T., Andersen B. B., Liboriussen T. 1978. Growth of bovine tissues. Genetic influences on growth, patterns of muscle, fat and bone in young bulls. *Animal Production*, 26, 245-258.
- Boccard R., Buchter L., Casteels E., Cosentino E., Dransfield E., Hood D.E., Joseph R. L., MacDougall D. B., Rhodes D. N., Schön I., Tinbergen B. J., Touraille C. 1981. Procedures for measuring meat quality characteristics in beef production experiments. Report of a working group in the Commission of the European Communities (CEC) Beef Production Research Programme. *Livestock Production Science*, 8, 385-397.
- Bonaïti B., Bibé B., Havy A., Ménéssier F. 1988a. Comparaison des races bovines Charolaise, Limousine et Maine-Anjou en race pure et en intercroisement. 2. Performances d'engraissement des taurillons purs et F1. *Génétique Sélection Evolution*, 20, 343-356.
- Bonaïti B., Bibé B., Havy A., Ménéssier F. 1988b. Comparaison des races bovines Charolaise, Limousine et Maine-Anjou en race pure et en intercroisement. 3. Performances d'abattage des taurillons purs et F1. *Génétique Sélection Evolution*, 20, 461-476.
- Bonnet M., Faulconnier Y., Leroux C., Jurie C., Cassar-Malek I., Bauchart D., Boulesteix P., Pethick D.W., Hocquette J.F., Chilliard Y. Glucose-6-phosphate dehydrogenase and leptin are linked to marbling differences between Limousin and Angus or Japanese Black x Angus steers. *Proceedings of the 56th Annual Meeting of the European Association for Animal Production*, Uppsala, Sweden, 5-8 June 2005, p. 257.
- Boucqué C.V., Geay Y., Fiems L.O. 1992. Bull Beef Production in Western Europe. In : Jarrige R., Béranger C. (Eds.), *Beef Cattle Production*. Elsevier : Amsterdam, pp. 307-321.
- Brandstetter A.M., Sauerwein H., Veerkamp J.H., Geay Y., Hocquette J.F. 2002. Effects of muscle type, castration, age and growth rate on H-FABP expression in bovine skeletal muscle. *Livestock Production Science*, 75, 199-208.

Brasseur D., Delzenne N., Henderickx H., Huyghebaert A., Kornitzer M. 2004. Recommandations et allégations concernant les acides gras omega-3. Version 2004. Conseil Supérieur d'Hygiène : Bruxelles, 108 p.

Brosh A., Aharoni Y., Levy D., Holzer Z. 1995. Effect of diet energy concentration and of age of Holstein-Friesian bull calves on growth rate, urea space and fat deposition, and ruminal volume. *Journal of Animal Science*, 73, 1666-1673.

Campo M.M., Sañudo C., Panea B., Alberti P., Santolaria P. 1999. Breed type and ageing time effects on sensory characteristics of beef strip loin steaks. *Meat Science*, 51, 383-390.

Cassens R. G., Demeyer D., Eikelenboom G., Honikel K. O., Johansson G., Nielsen T., Renner M., Richardson I., Sakata R. 1995. Recommendation of reference method for assessment of meat color. *Proceedings of 41st International Congress of Meat Science and Technology*, San Antonio, United States of America, 20-25 August 1995, pp. 410-411.

Chambaz A., Scheeder M.R.L., Kreuzer M., Dufey P.-A. 2003. Meat quality of Angus, Simmental, Charolais and Limousin steers compared at the same intramuscular fat content. *Meat Science*, 63, 491-500.

Christensen M., Purslow P.P., Larsen L.M. 2000. The effect of cooking temperature on mechanical properties of whole meat, single muscle fibres and perimysial connective tissue. *Meat Science*, 55, 301-307.

Cianzio D.S., Topel D.G., Whitehurst G.B., Beitz D.C., Self H.L. 1985. Adipose tissue growth and cellularity : changes in bovine adipocyte size and number. *Journal of Animal Science*, 60, 970-976.

CIE. 1976. Colorimetry: official recommendations of the International Commission on Illumination. Paris: Commission Internationale de l'Eclairage (International Commission on Illumination), CIE No. 15 (E-1.3.1).

Clinquart A., Istasse L., Dufrasne I., Mayombo A., Van Eenaeme C., Bienfait J. M. 1991. Effects on animal performance and fat composition of two fat concentrates in diets for growing-fattening bulls. *Animal Production*, 53, 315-320.

Clinquart A., Van Eenaeme C., Van Vooren T., Van Hoof J., Hornick J. L., Istasse L. 1994. Meat quality in relation to breed (Belgian Blue vs Holstein) and conformation (double-muscled vs dual purpose type). *Sciences des aliments*, 14, 401-407.

Clinquart A., Van Eenaeme C., Mayombo A. P., Gauthier S., Istasse L. 1995. Plasma hormones and metabolites in relation to breed (Belgian Blue vs Holstein) and conformation (double-muscled vs dual purpose type). *Veterinary Research Communications*, 19, 185-194.

Clinquart A. 1997. Variation des performances zootechniques, des caractéristiques de la carcasse et des constituants plasmatiques chez le taurillon Blanc Bleu Belge : influence de la conformation, de la vitesse de croissance et d'un complément de matière grasse. Thèse d'agrégation de l'Enseignement Supérieur, 331 p.

Clinquart A., Hornick J.L., Van Eenaeme C., Istasse L. 1998. Influence du caractère culard sur la production et la qualité de la viande des bovins Blanc Bleu Belge. *INRA Productions Animales*, 11, 285-297.

Combes S., Lepetit J., Darche B., Lebas F. 2003. Effect of cooking temperature and cooking time on Warner-Bratzler tenderness measurement and collagen content in rabbit meat. *Meat Science*, 66, 91-96.

Cozzi G., Gottardo F., Andrighetto I. 2005. The use of coarse maize silage as a dietary source of roughage for finishing Limousin bulls: effects on growth performance, feeding behaviour and meat quality. *Animal Science*, 80, 111-118.

Cuvelier C., Dotreppe O., Cabaraux J.-F., Dufrasne I., Istasse L., Hornick J.-L. 2005. Influence of breed, diet and muscle on the fatty acid content in meat from young finished bulls. In : Hocquette J.F., Gigli S. (Eds.), *Indicators of milk and beef quality*. EAAP Publication 112. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, pp. 409-418.

Demeyer D., Doreau M. 1999. Targets and procedures for altering ruminant meat and milk lipids. *Proceedings of the Nutrition Society*, 58, 593-607.

Denoyelle C. 1995. Evolution de la flaveur de la viande bovine en fonction de la teneur en lipides intramusculaires. *Viandes et Produits Carnés*, 16, 89-92.

- Dufresne I., Gielen M., Limbourg P., Van Eenaeme C., Istasse L. 1995. Effects of a grazing period on performance of finishing bulls: comparison with an indoor finishing system. *Animal Science*, 60, 75-80.
- Eenaeme C. van, Istasse L., Gabriel A., Clinquart A., Maghuin-Rogister G., Bienfait J.-M. 1990. Effect of dietary carbohydrate composition on rumen fermentation, plasma hormones and metabolites in growing-fattening bulls. *Animal Production*, 50, 409-416.
- Engle T.E., Spears J.W. 2004. Effect of finishing system (feedlot or pasture), high-oil maize, and copper on conjugated linoleic acid and other fatty acids in muscle of finishing steers. *Animal Science*, 78, 261-269.
- Failla S., Gigli S., Gaddini A., Signorelli F., Sañudo C., Panea B., Olleta J.L., Monsón F., Hocquette J.F., Jailler R., Alberti P., Erbjerg P., Christiansen M., Nute G. R., Williams J.L. 2004. Physical quality of several European beef breeds: preliminary results. *Proceedings of the 50th International Congress of Meat Science and Technology*, Helsinki, Finland, 8-13 August 2004.
- Farmer L.J. 1994. The role of nutrients in meat flavour formation. *Proceedings of the Nutrition Society*, 53, 327-333.
- Faustman C., Cassens R.G., 1991. The effect of cattle breed and muscle type on discoloration and various biochemical parameters in fresh beef. *Journal of Animal Science*, 69, 184-193.
- Fiems L.O., De Campeneere S., de Smet S., Van de Voorde G., Vanacker J.M., Boucqué C.V. 2000. Relationship between fat depots in carcasses of beef bulls and effect on meat colour and tenderness. *Meat Science*, 56, 41-47.
- Fortin A., Veira D.M., Froehlich D.A., Butler G., Proulx J.G. 1985. Carcass characteristics and sensory properties of Hereford X Shorthorn bulls and steers fed different levels of grass silage and high moisture barley. *Journal of Animal Science*, 60, 1403-1411.
- Gariépy C., Seoane J.R., Cloteau C., Martin J.F., Roy G.L. 1999. The use of double-musled cattle breeds in terminal crosses: meat quality. *Canadian Journal of Animal Science*, 79, 301-308.
- Geay Y., Renand G. 1994. Importance de la variabilité génétique et du mode d'élevage des bovins sur les caractéristiques musculaires et les qualités organoleptiques de leurs viandes. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*, 1, 177-182.

- Geay Y., Bauchart D., Hocquette J.F., Culioli J. 2002. Valeur diététique et qualités sensorielles des viandes de ruminants. Incidence de l'alimentation des animaux. INRA Productions Animales, 15, 37-52.
- Gondret F., Hocquette J.F., Herpin P. 2001. Teneur en lipides intramusculaires chez le lapin en finition : contribution relative des différentes voies métaboliques des tissus musculaires. World Rabbit Science, 9, 8.
- Hanset R., Ansay M. 1972. Régions privilégiées d'hypertrophie musculaire chez le bovin culard. Annales de Médecine Vétérinaire, 116, 17-25.
- Hennen G. 1995. Biochimie 1^{er} cycle. Dunod : Paris, 436 p.
- Hocquette J.F., Ortigues-Marty I., Pethick D., Herpin P., Fernandez X. 1998. Nutritional and hormonal regulation of energy metabolism in skeletal muscles of meat-producing animals. Livestock Production Science, 56, 115-143.
- Hocquette J. F., Bas P., Bauchart D., Vermorel M., Geay Y. 1999. Fat partitioning and biochemical characteristics of fatty tissues in relation to plasma metabolites and hormones in normal and double-muscled young growing bulls. Comparative Biochemistry and Physiology A, 122, 127-138. Erratum, 1999. Comparative Biochemistry and Physiology A, 123, 311-312.
- Hocquette J. F., Bauchart D. 1999. Intestinal absorption, blood transport and hepatic and muscle metabolism of fatty acids in preruminant and ruminant animals. Reproduction Nutrition Development, 39, 27-48.
- Hocquette J.F., Graulet B., Vermorel M., Bauchart D. 2001a. Weaning affects lipoprotein lipase activity and gene expression in adipose tissues and in *masseter* but not in other muscles of the calf. British Journal of Nutrition, 86, 433-441.
- Hocquette J.F., Picard B., Trillat G., Normand J., Boissy A., Culioli J. 2001b. Relations entre caractéristiques des fibres musculaires et indicateurs de qualité de la viande dans le cas du muscle longissimus thoracis de taurillons limousins. Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, 8, 53-56.

Hocquette J.F., Jurie C., Ueda Y., Boulesteix P., Bauchart D., Pethick D.W. 2003. The relationship between muscle metabolic pathways and marbling of beef. In : Souffrant W.B., Metges C.C. (Eds.), Progress in research on energy and protein metabolism. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, pp. 513-516.

Hocquette J.F., Cassar-Malek I., Listrat A., Jurie C., Jailler R., Picard B. 2005a. Evolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande. II. Influence des facteurs d'élevage sur les caractéristiques musculaires. Cahiers Agricultures, 14, 365-372.

Hocquette J.F., Jurie C., Bonnet M., Pethick D.W. 2005b. Bovine intramuscular adipose tissue has a higher potential for fatty acid synthesis from glucose than subcutaneous adipose tissue. Proceedings of the 56th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Uppsala, Sweden, 5-8 June 2005, p. 248.

Istasse L., MacLeod N.A., Goodall E.D., Orskov E.R. 1987. Effects on plasma insulin of intermittent infusions of propionic acid, glucose or casein into the alimentary tract of non-lactating cows maintained on a liquid diet. British Journal of Nutrition, 58, 139-148.

Istasse L., Eenaeme C. van, Evrard P., Gabriel A., Baldwin P., Maghuin-Rogister G., Bienfait J. M. 1990. Animal performance, plasma hormones and metabolites in Holstein and Belgian Blue growing-fattening bulls. Journal of Animal Science, 68, 2666-2673.

Jurie C., Listrat A., Giraud X., Picard B., Geay Y., Hocquette J.F. 1999. Influence du niveau de croissance et de la nature de l'alimentation sur les caractéristiques musculaires de boeufs Charolais de 20 mois. Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, 6, 261-263.

Jurie C., Martin J.-F., Listrat A., Jailler R., Culioli J., Picard B. 2005. Effects of age and breed of beef bulls on growth parameters, carcass and muscle characteristics. Animal Science, 80, 257-263.

Ledward D.A. 1992. Colour of raw and cooked meat. In : Ledward D.A., Johnston D.E., Knight M.K. (Eds.), The Chemistry of Muscle-Based Food. Royal Society of Chemistry : Cambridge, pp. 128-144.

Lepetit, 2004. Role des tissus conjonctifs dans le déterminisme de la tendreté de la viande. Viandes et Produits Carnés, Hors série 10^{èmes} Journées « Sciences du Muscle et Technologies des Viandes », 25-26 octobre 2004, pp. 15-25.

- Listrat A., Rakadjiyski N., Jurie C., Picard B., Touraille C., Geay Y. 1999. Effect of the type of diet on muscle characteristics and meat palatability of growing Salers bulls. *Meat Science*, 53, 115-124.
- Lopez-Bote C.J., Daza A., Soares M., Berges E. 2001. Dose-response effect of dietary vitamin E concentration on meat quality characteristics in light-weight lambs. *Animal Science*, 73, 451-457.
- Mancini R.A., Kim Y.H., Hunt M.C., Lawrence T.E. 2004. How does lactate enhancement improve beef color stability? *Proceedings 50th International Congress of Meat Science and Technology*, Helsinki, Finland, 8-13 August 2004.
- Mancini R.A., Hunt M.C. 2005. Current research in meat color. *Meat Science*, 71, 100-121.
- Mandell I.B., Buchanan-Smith J.G., Campbell C.P. 1998. Effects of forage vs grain feeding on carcass characteristics, fatty acid composition, and beef quality in Limousin-cross steers when time on feed is controlled. *Journal of Animal Science*, 76, 2619-2630.
- Martin S., Torreele G. 1962. L'appréciation de la qualité des carcasses bovines par la découpe du segment tricostral 7, 8, 9. *Annales de Zootechnie*, 11, 217-224.
- Mayombo A.P., Dufrasne I., Baldwin P., Clinquart A., Istasse L. 1997. Influence de l'incorporation de mélasse à l'ensilage de maïs sur l'ingestion, la digestibilité apparente, les fermentations dans le rumen et les performances zootechniques chez le taurillon à l'engraissement. *Annales de Médecine Vétérinaire*, 141, 231-238.
- McKenna D.R., Mies P.D., Baird B.E., Pfeiffer K.D., Ellebracht J.W., Savell J.W. 2005. Biochemical and physical factors affecting discoloration characteristics of 19 bovine muscles. *Meat Science*, 70, 665-682.
- Monin G., Mejenes-Quijano A., Talmant A., Sellier P. 1987. Influence of breed and muscle metabolic type on muscle glycolytic potential and meat pH in pigs. *Meat Science*, 20, 149-158.
- Monsón F., Sañudo C., Sierra I. 2004. Influence of cattle breed and ageing time on textural meat quality. *Meat Science*, 68, 595-602.
- Muir P.D., Smith N.B., Dobbie P.M., Smith D.R., Bown M.D. 2001. Effects of growth pathway on beef quality in 18-month-old Angus and South Devon X Angus pasture-fed steers. *Animal Science*, 72, 297-308.

Nishimura T., Hattori A., Takahashi K. 1999. Structural changes in intramuscular connective tissue during the fattening of Japanese Black cattle : effect of marbling on beef tenderization. *Journal of Animal Science*, 77, 93-104.

Offer G., Knight P. 1988. The structural basis of water-holding in meat. Part 2 : Drip losses. In : Lawrie R. (Ed.), *Developments in Meat Science - 4*. Elsevier Applied Science : London, pp. 173-243.

Offer G., Knight P., Jeacocke R., Almond R., Cousins T., Elsey J., Parsons N., Sharp A., Starr R., Purslow P. 1989. The structural basis of the water-holding, appearance and toughness of meat and meat products. *Food Microstructure*, 8, 151-170.

Offer G. 1991. Modelling of the formation of pale, soft and exudative meat : effects of chilling regime and rate and extent of glycolysis. *Meat Science*, 30, 157-184.

Okeudo N.J., Moss B.W. 2005. Interrelationships amongst carcass and meat quality characteristics of sheep. *Meat Science*, 69, 1-8.

Oliván M., Martínez A., Osoro K., Sanudo C., Panea B., Olleta J.L., Campo M.M., Oliver M.A., Serra X., Gil M., Piedrafita J. 2004. Effect of muscular hypertrophy on physico-chemical, biochemical and texture traits of meat from yearling bulls. *Meat Science*, 68, 567-575.

Ortigues-Marty I., Hocquette J.F., Bertrand G., Martineau C., Vermorel M., Toullec R. 2003. The incorporation of solubilized wheat proteins in milk replacers for veal calves: effects on growth performance and muscle oxidative capacity. *Reproduction, Nutrition, Development*, 43, 57-76.

Ouali A. 1991. Conséquences des traitements technologiques sur la qualité de la viande. *INRA Productions Animales*, 4, 195-208.

Patterson D.C., Steen R.W.J., Moore C.A., Moss B.W. 2000. effects of the ratio of silage to concentrates in the diet on the performance and carcass composition of continental bulls. *Animal Science*, 70, 171-179.

Pethick D.W., Dunshea F.R. 1996. The partitioning of fat in farm animals. *Proceedings of the Nutrition Society of Australia*, 20, 3-13.

Pethick D. W., Harper G.S., Oddy V.H. 2004. Growth development and nutritional manipulation of marbling in cattle: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 44, 705-715.

Pethick D.W., Fergusson D. M., Gardner G. E., Hocquette J. F., Thompson J. M., Warner R. 2005. Muscle metabolism in relation to genotypic and environmental influences on consumer defined quality of red meat. In : Hocquette J.F., Gigli S. (Eds.), *Indicators of milk and beef quality*. EAAP Publication 112. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, pp. 95-110.

Piot C., Veerkamp J.H., Bauchart D., Hocquette J.F. 1998. Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 121, 185-194.

Piot C., Hocquette J.F., Herpin P., Veerkamp J.H., Bauchart D. 2000. Dietary coconut oil affects more lipoprotein lipase activity than the mitochondria oxidative capacities in muscles of preruminant calves. *Journal of Nutritional Biochemistry*, 11, 231-238.

Purchas R.W., Yan X., Hartley D.G. 1999. The influence of a period of ageing on the relationship between ultimate pH and shear values of beef *m. longissimus thoracis*. *Meat Science*, 51, 135-141.

Purslow P.P. 2005. Intramuscular connective tissue and its role in meat quality. *Meat Science*, 70, 435-447.

Raes K., de Smet S., Demeyer D. 2001. Effect of double-muscling in Belgian Blue young bulls on the intramuscular fatty acid composition with emphasis on conjugated linoleic acid and polyunsaturated fatty acids. *Animal Science*, 73, 253-260.

Raes K., Balcaen A., Dirinck P., De Winne A., Claeys E., Demeyer D., de Smet S. 2003. Meat quality, fatty acid composition and flavour analysis in Belgian retail beef. *Meat Science*, 65, 1237-1246.

Raes K., de Smet S., Demeyer D. 2004. Effect of dietary fatty acids on incorporation of long chain polyunsaturated fatty acids and conjugated linoleic acid in lamb, beef and pork meat : a review. *Animal Feed Science and Technology*, 113, 199-221.

Raisonnier A., Kottler M.L., Wright F. Réserves énergétiques. [en ligne] (mise à jour : 21/01/2004)

Adresse URL : <http://www.chups.jussieu.fr/polys/biochimie/REbioch/rebioch.pdf> Consulté le 20/06/2005.

Robelin J., Geay Y. 1975. Estimation de la composition des carcasses de jeunes bovins à partir de la composition d'un morceau monocostal prélevé au niveau de la 11^e côte. I. Composition anatomique de la carcasse. *Annales de Zootechnie*, 24, 391-402.

Ruxton C.H.S., Calder P.C., Reed S.C., Simpson M.J.A. 2005. The impact of long-chain *n*-3 polyunsaturated fatty acids on human health. *Nutrition Research Reviews*, 18, 113-129.

Sañudo C., Panea B., Olleta J.L., Monsón F., Sierra I., Albertí P., Ertbjerg P., Christiansen M., Gigli S., Failla S., Gaddini A., Hocquette J.F., Jailler R., Nute G.R., Williams J.L. 2004. Carcass quality of several European cattle breeds: preliminary results. *Proceedings of the 50th International Congress of Meat Science and Technology*, Helsinki, Finland, 8-13 August 2004.

Sauvant D., Perez J.-M., Tran G. 2004. Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage, 2^e édition. INRA Editions : Paris, 301 p.

Sayanova O.V., Napier J.A. 2004. Eicosapentaenoic acid : biosynthetic routes and the potential for synthesis in transgenic plants. *Phytochemistry*, 65, 147-158.

Seal C.J., Parker D.S. 2000. Influence of gastrointestinal metabolism on substrate supply to the liver. In : Cronjé P.B. (Ed.), *Ruminant Physiology : Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction*. CAB International : Wallingford, pp. 131-148.

Service Public Fédéral Economie, P.M.E., Classes Moyennes et Energie. 2005. Agriculture. Statistiques agricoles. Direction Générale Statistique et Information Economique : Bruxelles, 180 p.

Simopoulos A.P. 2002. The importance of the ratio of omega-6/omega-3 essential fatty acids. *Biomedicine and Pharmacotherapy*, 56, 365-379.

Sinclair K. D., Lobley G. E., Horgan G. W., Kyle D. J., Porter A. D., Matthews K. R., Warkup C. C., Maltin C. A. 2001. Factors influencing beef eating quality. 1. Effects of nutritional regimen and genotype on organoleptic properties and instrumental texture. *Animal Science*, 72, 269-277.

Smet de S., Claeys E., Buysse G., Lenaerts C., Demeyer D. 1998. Tenderness measurements in four muscles of Belgian Blue normal and double-muscled bulls. *Proceedings of the 44th International Congress of Meat Science and Technology*, Barcelona, Spain, 30 August-4 September 1998, pp. 288-289.

Smet de S., Claeys E., Balcaen A., Van Den Brink D., Seynaeve M., Demeyer D. 2000a. Effect of the double-muscling genotype on carcass and meat quality in Belgian Blue slaughter bulls. Proceedings 46th International Congress of Meat Science and Technology, Buenos Aires, Argentina, 27 August-1 September 2000, pp. 70-71.

Smet de S., Webb E.C., Claeys E., Uytterhaegen L., Demeyer D.I. 2000b. Effect of dietary energy and protein levels on fatty acid composition of intramuscular fat in double-muscled Belgian Blue bulls. *Meat Science*, 56, 73-79.

Smet de S., Raes K., Demeyer D. 2004. Meat fatty acid composition as affected by fatness and genetic factors : a review. *Animal Research*, 53, 81-98.

Smith S. B., Crouse J. D. 1984. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. *Journal of Nutrition*, 114, 792-800.

Sprecher H., Luthria D.L., Mohammed B.S., Baykousheva S.P. 1995. Reevaluation of the pathways for the biosynthesis of polyunsaturated fatty acids. *Journal of Lipid Research*, 36, 2471-2477.

Sukhija P.S., Palmquist D.L. 1988. Rapid method for determination of total fatty acid content and composition of feedstuffs and feces. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 36, 1202-1206.

Talmant A., Monin G. 1986. Activities of metabolic and contractile enzymes in 18 bovine muscles. *Meat Science*, 18, 23-40.

Trenkle A., Marple D.N. 1983. Growth and development of meat animals. *Journal of Animal Science*, 57, suppl. 2, 273-283.

Uytterhaegen L., Claeys E., Demeyer D., Lippens M., Fiems L.O., Boucqué C.Y., Van de Voorde G., Bastiaens A. 1994. Effects of double-muscling on carcass quality, beef tenderness and myofibrillar protein degradation in Belgian Blue White bulls. *Meat Science*, 38, 255-267.

Van de Voorde G., Verbeke R. 1983. Etude de la qualité des carcasses. II. Composition et valeur de la carcasse. *Revue de l'Agriculture*, 36, 351-368.

Warriss P.D. 2000. Meat science. An introductory text. CAB International : Wallingford, 310 p.

Wegner J., Albrecht E., Fiedler I., Teuscher F., Papstein H.-J., Ender K. 2000. Growth- and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. *Journal of Animal Science*, 78, 1485-1496.

Wheeler T.L., Cundiff L.V., Shackelford S.D., Koohmaraie M. 2005. Characterization of biological types of cattle (Cycle VII): carcass, yield, and longissimus palatability traits. *Journal of Animal Science*, 83, 196-207.

Troisième partie :

Publications

Troisième partie : Publications

Introduction

Les résultats de l'expérimentation font l'objet de quatre articles originaux, publiés ou acceptés pour publication.

Liste des articles :

Article I.

Performance, slaughter characteristics and meat quality of young bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds fattened with a sugar-beet pulp or a cereal-based diet.

Animal Science, 2006, 82, 125-132.

Article II.

Comparison of composition and quality traits of meat from young finishing bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds.

Meat Science, 2006, *accepté pour publication*.

Article III.

Influence of breed, diet and muscle on the fatty acid content in meat from young finished bulls.

In : Hocquette J.F., Gigli S. (Eds.), Indicators of milk and beef quality. EAAP Publication 112. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, 2005, 409-418.

Article IV.

Races bovines bouchères : stratégies d'orientation des viandes par analyse factorielle.

Viandes et Produits Carnés, 2006, 24, 195-200.

I. Performance, slaughter characteristics and meat quality of young bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds fattened with a sugar-beet pulp or a cereal-based diet

C. Cuvelier, J.F. Cabaraux, I. Dufrasne, A. Clinquart, J.F. Hocquette, L. Istasse, J.-L. Hornick

Animal Science, 2006, 82, 125-132

Abstract

Thirty six young fattening bulls from three breeds (Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus) were fattened over five months with fattening diets based either on sugar-beet pulp or on cereals. Fattening performance as well as carcass and meat characteristics were measured. There were few relevant effects of the diets on the parameters. The breeds showed also similar fattening features. However, the BB had higher killing-out proportion and their carcasses presented better scores in terms of conformation and fattening. The meat quality of the breeds differed, especially in term of luminosity, redness and cooking losses. There were also significant influences of the breed on the chemical composition of meat whose fat content was the lowest in Belgian Blue and the highest in Aberdeen Angus. Such specificities could help to allocate breeds in appropriate niches in Belgium.

Introduction

In Belgium, about one third of beef meat production stems from the fattening of young Belgian Blue (BB) bulls (Cabaraux *et al.*, 2005). The residual production is mainly issued from the fattening of cull cows. BB is a large size beef breed, characterized by an exceptional muscle development associated with a high killing-out proportion. Moreover, its meat is known to be tender and extremely lean (Boccard, 1981; Clinquart *et al.*, 1994). Usually, BB bulls are fattened on concentrate diets based on sugar-beet pulp and cereals or on whole plant maize silage diets. In such systems, the animals start the fattening period at about 12-15 months of age and are slaughtered at 18-24 months of age. Beef breeds may be fattened less intensively, more forages being included in the fattening diet. In such conditions,

performance is reduced as indicated by lower average daily gains (ADG) and longer fattening periods. These differences in production systems may be linked to the local availability of forages and/or to the different ability of the various breeds to fatten according to their physiological characteristics. There is much published describing the characteristics of crossbred young males and heifers (see for example Cycle VII of the Germplasm Evaluation Program reported by Wheeler *et al.* (2005)), but a limited number of published works in which different beef breeds are compared in the same production systems. The first aim of this work was thus to compare the Belgian meat production system of growing fattening bulls applied to three beef breeds, either late- or early-maturing, i.e., BB, Limousin (LIM) and Aberdeen Angus (AA).

Moreover, the nature of the fattening diet could considerably influence performance and the quality of the meat. For instance, different dietary carbohydrates induce different fermentation patterns in the rumen with related effects on fatty acid metabolism. According to Smith and Crouse (1984), cattle use probably glucose rather than acetate as the main substrate for long chain fatty acids synthesis within intramuscular adipocytes. Cereals produce large amounts of propionate in the rumen (van Eenaeme *et al.*, 1990) and/or provide glucose in small intestine from the undegraded starch. Such ingredients should thus increase fatty acid synthesis in the intramuscular adipocytes and, consequently, the intramuscular fat content and marbling of meat (review from Pethick *et al.* (1997)). Opposite effects are expected with a sugar-beet pulp diet, known for producing acetate (van Eenaeme *et al.*, 1990). The second goal of this study was thus to assess the effects of the dietary components, starch from the cereals *versus* soluble fibre from the sugar-beet pulp, on the fattening characteristics.

Material and methods

Animals and management

The Animal Care and Use Council of our Institute approved the use and treatments of animals in this study. A total of 36 young growing fattening bulls, initial age 12.8 ± 1.5 months, were used: 12 BB chosen on their double-muscling phenotype, 12 LIM and 12 AA. The animals were fattened at the experimental station of the University of Liège. They were maintained in a free station barn, with straw as bedding. After a 6-week transition period with a diet high in roughages, they were randomly allocated by breed to two similar groups. The first group received a concentrate diet based on sugar-beet pulp and the second a concentrate diet based on cereals. Both diets were formulated in order to supply a high level of energy and to contain 160 g crude protein per kg dry matter as recommended for BB fattening bulls (van Eenaeme *et al.*, 1986; Clinquart *et al.*, 1995). The composition and characteristics of the diets are given in Table 1. The animals were given *ad libitum* access to their respective fattening diets. At the end of the finishing period, the animals, in a non-fasted state, were transported to the nearest slaughterhouse. The slaughter period was planned over a 35-day interval.

The animals were slaughtered according to a five-point scale of degree of fatness (0: very lean; 5: very fat) estimated by palpation of the tail head, the loin and the rib area (Agabriel *et al.*, 1986). The BB bulls reached fatness levels that were hardly high; a degree of fatness of 3 was considered as the required value. BB bulls served as reference for slaughter and the slaughter of the animals of the two other breeds was synchronized to that of BB by degressive degree of fatness.

Measurements

Animal performance was calculated on the basis of daily food intakes and on live-weight measurements taken every 4 weeks.

At the slaughterhouse, live weights were recorded and animals were stunned and bled. Head, feet, skin, tail and fifth quarter were successively removed. The carcasses were classified according to the SEUROP grid (Anonymous, 1991). The killing-out proportion was calculated as the ratio of the warm carcass weight to the slaughter weight. Two days after slaughter, the 7th to 9th rib joint was removed from the right side of the carcass. It was dissected to separate lean meat, fat and connective tissue, and bone. The composition of the carcass was assessed by the regressions of Martin and Torreele (1962).

The pH and temperature were measured in the *Longissimus thoracis* (LT) muscle on both sides (7th, 8th and 9th ribs) 1, 2 and 4 h *post mortem* using a Portamess 751 Knick pH-meter (Knick GmbH & Co, Berlin, Germany) with a Mettler-Toledo (LoT406-M-DXK-S7/25) combined-penetration pH-electrode (Mettler-Toledo International Inc., Urdorf, Switzerland). The pH and temperature values given in the table are the averages of six measurements each time (Boccard *et al.*, 1981). Forty-eight hours *post mortem*, a pair of 2.5 cm thick cuts were sampled from the LT separated from the 7th to 9th rib joint.

In the first one, the pH was measured and after 1.5 h blooming time, the colour was objectively measured with the Hunterlab Labscan II device, according to Commission Internationale de l'Eclairage (1976). There were five measures per sample distributed on the surface (Cassens *et al.*, 1995). The second 2.5 cm thick cut was heated in an open plastic bag in a water bath for 50 min at 75°C. After heating, the bags were cooled in cold tap water to room temperature. They were then drained and cuts were mopped gently dry with paper tissue. The difference between raw and heated weights was recorded as cooking loss and expressed as a proportion of the raw weight (Boccard *et al.*, 1981).

The tenderness, expressed by its opposite, the toughness, was estimated by the measurement of the Warner-Bratzler peak shear force (WBPSF) with a Lloyd LR 5K testing machine (Lloyd Instruments Ltd, Fareham, England) perpendicular to the muscular fibre direction on ten 1.25 cm diameter cores, obtained from the heated cuts (Boccard *et al.*, 1981).

The chemical composition (ash and crude protein) of meat was assessed on freeze-dried samples of the LT according to official procedures (Association of Official Analytical Chemists, 1975). Intramuscular fat content was calculated from the individual fatty acid contents.

Activities of cytochrome-*c* oxidase (COX) (EC 1.9.3.1) and lactate dehydrogenase (LDH) (EC 1.1.1.2.7), two enzymes representative of the metabolic properties of muscle fibres (review of Hocquette *et al.* (1998)), were assessed as described previously (Hocquette *et al.*, 2001).

Statistical analysis

Data were analysed using the general linear models procedure of Statistical Analysis Systems (SAS, 2000). The following model was used: $Y_{ij} = \mu + D_i + B_j + (DB)_{ij} + \varepsilon_{ij}$ where Y_{ij} = response of breed_j to diet_i, D_i = fixed effect of diet_i, B_j = fixed effect of breed_j, $(DB)_{ij}$ = interaction of diet_i and breed_j, ε = least square residual error. For data relative to food intake, the interaction was not included in the model since groups were experimental units. Means were compared by student t test. The Pearson's correlation was used to measure the correlation between some parameters.

Results and discussion

Animal performance

No significant effect of the diet was observed on animal performance (Table 2). This was expected owing to the similar nutritional characteristics of the diets. The initial live weight was on average 339 kg with, however, a tendency for the LIM animals to be slightly heavier than the AA animals ($P < 0.1$). Similar trends were observed for the final live weight ($P < 0.1$). There are few studies in the literature reporting comparisons in animal performance between pure bred fattening cattle. Furthermore, the performances are greatly influenced by the management during the growing phase and the fattening period. However, the genetic evaluation of British pedigree beef cattle performed by Crump *et al.* (1997) yet indicated that at 400 days of age the live weight of AA was lower than that of LIM. The total live-weight gain of about 231 kg, during the present fattening period was not significantly different between breeds. The corresponding ADG was 1.62 kg/day and was not significantly affected by the breed. Live-weight gains close to 1.5 kg/day are usually observed with BB bulls offered a concentrate diet (Clinquart *et al.*, 1991 and 1995; Dufrasne *et al.*, 1995). Published data for AA and LIM are with diets containing high proportions of forages. In such conditions, the ADG from 15 to 18 months in LIM was 1.10 kg/day (Bonaïti *et al.*, 1988a). Similarly, Muir *et al.* (2001) reported ADG of 0.6-0.7 kg/day with AA steers finished at grass. With a diet higher in concentrate, Sinclair *et al.* (2001) observed ADG of 1.03 kg/day in AA bulls. In the present work, live-weight gains as high as 1.62 kg/day with the LIM and 1.66 kg/day with the AA indicate that growth potential could be large when concentrate diets are offered both in a large and late-maturing beef type as the LIM or in a small early-maturing animal such as the AA. Food intake expressed as total dry matter intake or as daily dry matter intake was significantly affected by the breed ($P < 0.05$ and $P < 0.001$ respectively), the largest intakes being found with the AA animals. Double-muscled BB bulls are characterized by reduced food

intake owing to reduction of the gastro-intestinal tract (Ansay and Hanset, 1979; Istasse *et al.*, 1990). The food conversion ratio (FCR) was on average 6.0 kg dry matter intake per kg gain and was not significantly affected by the breed, owing to the numerically higher ADG found in AA. Such findings indicate that the animals were highly efficient regardless of the breed when concentrate diets were offered. By comparison, Bonaïti *et al.* (1988a) reported a FCR of 9.5 kg/kg gain with LIM bulls offered proportionately 0.70 dehydrated alfalfa and 0.30 sugar-beet pulp. Such findings suggest satisfactory performance of AA and LIM exposed to the systems of meat production in Belgium.

Slaughter characteristics

Slaughter characteristics are presented in Table 3. No significant effect of the diet was detected for these parameters although that for the killing-out proportion was approaching significance, being lower with the pulp-based diet ($P < 0.1$). This observation could be due to the physico-chemical characteristics of sugar-beet pulp which is high in soluble fibre. Such fibre promote higher water retention in the rumen than the cereals.

Difference in slaughter weight, according to breed, followed a similar trend to that for final live weight. In BB group, half of the carcasses were classified “S” and the other half “E” for conformation. All of them received 1.0 for fattening note. In LIM and AA groups, corresponding features were “R” and $2.3 (\pm 0.5)$ and “O” and $3.0 (\pm 0.0)$, respectively. Significant effects of breed were observed for the warm and cold carcass weights and the killing-out proportion ($P < 0.001$). There was no difference for warm and cold carcass weights between BB and LIM bulls, which were about 60 kg heavier than the AA carcasses. There were significant differences for the killing-out proportion between the three breeds, at 652, 607 and 550 g/kg for the BB, LIM and AA bulls respectively. The killing-out proportions observed in the present experiment were similar to the data reported by others. Clinquart *et al.* (1998) reported a killing-out proportion of 665 g/kg in double-muscled BB. This high value can be explained by a muscle hypertrophy associated with a hypotrophy of the digestive tract, kidney, spleen and skin (Hanset and Ansay, 1972; Istasse *et al.*, 1990). The corresponding data for LIM bulls offered a diet based on dehydrated alfalfa and sugar-beet pulp and slaughtered at 18 months old were 591 g/kg (Bonaïti *et al.*, 1988b). For AA steers offered a concentrate diet, Sinclair *et al.* (2001) observed a killing-out proportion of 548 g/kg while it was 507 g/kg with steers finished at grass (Muir *et al.*, 2001). Finally, Sanudo *et al.* (2004) reported, with a barley-based diet containing proportionately 0.80 of barley, slightly higher differences between LIM and AA (646 vs 573 g/kg) than in our experiment.

The carcass composition was also significantly affected by the breed. The BB animals had the largest proportion of lean meat and the lowest proportion of adipose tissue, the opposite findings being observed for AA bulls. Van de Voorde and Verbeke (1983) defined meat production coefficient as the product of killing-out by lean meat proportion in the carcass. According to Clinquart *et al.* (1998), the meat production coefficient was 0.497 and 0.387 in double-muscled and dual-purpose BB,

respectively. Berg *et al.* (1978) reported a value of 0.39 for LIM animals. In the present work, the meat production coefficients were 0.505, 0.410 and 0.342 for the BB, LIM and AA respectively. When similar calculations were done for the adipose tissue, the coefficients were 0.067, 0.114 and 0.130 respectively. In terms of relative values, the meat production coefficient of LIM was proportionately 0.81 that of BB and 1.70 for the fat production coefficient. The corresponding values for AA were 0.68 and 1.94. Such data indicate that the extent of the changes are larger for the adipose tissue than for the muscle and that, in double-muscled BB, the hypotrophy of the adipose tissue is more pronounced than the hypertrophy of the muscles. This was previously observed when double-muscled BB young bulls were compared to normal BB bulls (Hocquette *et al.*, 1999).

Quality of meat

Parameters measuring the quality of meat are presented in Table 4. There was no significant effect of the diet on the characteristics of meat except for cooking loss and tenderness at day 2. The reasons for such differences are unclear. They may hardly be related to meat pH and temperature or to meat fat content. The literature data on the effect of diet on tenderness is scarce. Listrat *et al.* (1999) compared a hay-based diet with a grass silage diet on a similar energy basis. They observed a higher soluble collagen content and a larger proportion of type III collagen content in the LT muscle with the hay-based diet; there was however no significant difference in terms of tenderness recorded by sensory analysis.

The temperature drop was fastest in the AA group and slowest in the LIM group, the difference being significant 1 and 2h *post mortem*. In the AA carcasses, this probably resulted from easier cooling associated with the lower carcass weight, although the high fat carcass in this breed should have limited the phenomenon. The difference between BB and LIM had to be related to the lower amount of fat deposited in the carcass of the BB bulls since the carcass weights were similar.

There was no significant effect of breed on the pH evolution. A faster pH decrease was expected in double-muscled type BB carcasses (Clinquart *et al.*, 1994) known containing a larger proportion of fibre IIB (Batjoens *et al.*, 1990). In the case of LIM carcasses, a fast pH decrease was also expected because the carcass temperature decreased slowly (Ouali, 1991). It is thus unclear why AA showed similar pH evolution to the other breeds.

Similarly, the ultimate pH in the LT at 48h *post mortem* in our experiment was not significantly affected by the breed and was close to 5.5, a value in agreement with reported data (Clinquart *et al.*, 1998; Hocquette *et al.*, 2001; Muir *et al.*, 2001). In contrast to the study by Clinquart *et al.* (1994) and Failla *et al.* (2004) with comparisons between double-muscled and dual-purpose type animals or between beef and dairy types, the present experiment probably did not lead to sufficiently large breed differences in intramuscular glycogen content at slaughter to affect the ultimate pH. This is comforted by the hypothesis of Pethick *et al.* (2005) who claimed that whatever the genetic basis (breeds with or without mutation in the myostatin gene), muscle hypertrophy is associated with a higher glycolytic

muscle metabolism, which should induce high glycogen content, and hence a low ultimate pH. But, this effect could be counterbalanced by higher stress sensitivity at slaughter which may depletes the glycogen stores, thereby reducing the ultimate pH decrease. The tendency for a lower pH in the cereal-based diet, as for it, may be ascribed to a glycogenogenic action resulting from the fermentation profile of the cereals.

Meat colour differed significantly between breeds. The meat was brightest and least red with the BB bulls ($P < 0.001$). The darkest and the reddest meat was obtained in the AA animals. According to Clinquart *et al.* (1994), the meat of double-musled cattle is paler and less red owing to a lower myoglobin content, the decrease being explained by a lower proportion of oxidative and oxido-glycolytic fibres (Batjoens *et al.*, 1990; Wegner *et al.*, 2000). In the present trial, the L^* and a^* differences observed between breeds could be related to the fibre metabolic type based on activities of two metabolic enzymes: lactate dehydrogenase (LDH) and cytochrome-*c* oxydase (COX) (data not shown). Considering these enzymatic activities, the LT muscle of the double-musled BB bulls appeared to be the most glycolytic and the least oxidative, by contrast to AA muscle. Simple correlations were furthermore calculated between the characteristics of the meat colour and the enzymatic activities related to the fibre metabolic type (Table 5). The meat was redder and darker when COX activity was increased ($P < 0.001$), while it was less red and brighter when LDH activity was higher ($P < 0.01$).

The cooking losses at day 2 were significantly influenced by breed, the AA bulls showing the highest values ($P < 0.01$). The present results are in agreement with data reported by Clinquart *et al.* (1994), in which cooking losses at day 8 were significantly lower with double-musled or dual-purpose type BB bulls than with Holstein animals, no difference being observed between double-musled and dual-purpose type. The results also agree with those of Chambaz *et al.* (2003) who observed higher cooking losses at day 14 in AA steers compared to LIM ones. It should be noted in the present trial that the variation in cooking losses at day 2 could not be explained by the final pH or by the protein content in muscle (on a fresh-weight basis), both parameters being not significantly different between breeds. Surprisingly, it was with the fattest animals that the cooking losses were the largest. According to Allain *et al.* (1978) and Bailey (1985), the shrinkage of the collagen fibres occurring during cooking at high temperature (about 65°C) generates a tension which is directly related to the nature and extent of the cross-linking, compressing the muscle fibres, which results in considerable loss of fluid. It is therefore possible that a relationship could be observed between collagen content or structure and the cooking losses. Such a relationship was reported by Okeudo and Moss (2005) in a trial with sheep in which a significant positive correlation was observed between total collagen content or heat-insoluble collagen and cooking losses. According to Geay and Renand (1994), the collagen content decreased from high values in british breeds such as AA to lower contents in continental breeds (LIM) and in double-musled animals. Total and insoluble collagen contents were indeed shown to be lower in LIM male compared to Holstein ones (Monsón *et al.*, 2004) or in LIM steers compared with AA ones

(Chambaz *et al.*, 2003). Such a finding thus disagrees with the commonly accepted idea of the consumer associating large cooking losses with a leaner meat.

The WBPSF was not significantly different between breeds although large differences were found between AA and LIM. This was partly due, as often reported elsewhere, to the larger variation in WBPSF; this parameter is known to be more variable than other meat quality parameters such as collagen content and solubility (Monsón *et al.*, 2004). In the present conditions, at day 2, it was with the AA bulls that meat appeared most tender (45.6 N) and with LIM toughest (52.2 N), intermediate values being found with BB animals (48.0 N). Differences in tenderness are related (i) to the amount, the structure and solubility of collagen, which determines the background toughness, and (ii) to the myofibrillar toughness which decreases with meat ageing (Ouali, 1991; Clinquart *et al.*, 1998). It should be noted that in BB, the contribution of background toughness to total toughness is limited (Clinquart *et al.*, 1994; Uytterhaegen *et al.*, 1994) and probably counterbalanced by a higher myofibrillar toughness. Indeed, Clinquart *et al.* (1994) and Uytterhaegen *et al.* (1994) reported larger WBPSF at day 8 in the LT muscle of double-muscled animals as compared with dual-purpose type indicating a higher myofibrillar toughness, probably related to a reduced proteolytic activity in the double-muscled animals *post-mortem* (Uytterhaegen *et al.*, 1994). The intramuscular fat content can also favourably influence tenderness (Warris, 2000), but to observe such an effect, the intramuscular fat content has to be large as observed with the Japanese Black breed in which the intramuscular fat content is very high (Nishimura *et al.*, 1999). In the present trial, no relationship was observed between intramuscular fat content and meat tenderness. A comparative study within the three breeds on the intensity of post-mortem proteolysis and more precisely on the level and the activity of the calpastatin and calpain should certainly provide more precise information. Similarly, the measurements of sarcomere length during the toughening phase could be of interest.

It should be noted that the differences between breeds and diets should be reduced or even eliminated after ageing (Monsón *et al.*, 2004). The small differences related here will probably therefore be of minor importance at the consumer level.

Chemical composition

The chemical composition of meat is presented in Table 6. There was no significant effect of the diet except for the protein content (g/kg dry matter) which was higher with the cereal-based diet ($P < 0.05$). There was a significant effect of breed on all measures. The BB bulls exhibited the lowest dry matter content and the AA animals the highest ($P < 0.01$). There were large and significant differences ($P < 0.001$) between the breeds for protein and fat contents. The BB bulls were characterized by the highest protein content and the AA animals by the lowest. Opposite effects were observed for the fat content. The level of roughage in a diet is known to influence the fat deposition in cattle, especially in early-maturing breeds (Brosh *et al.*, 1995). Thus it is probable that the high concentrate food offered to the animals in this intensive fattening scheme exacerbated the deposition of intramuscular fat in AA and

in LIM. However, in this biological compartment, the effect of diet has been reported to be mild (Rodbotten *et al.*, 2002) and could not explain the respectively two- and three-fold higher levels of intramuscular fat in LIM and AA, when compared with BB. Double-muscled BB is known to provide a very lean meat (Clinquart *et al.*, 1994; de Smet *et al.*, 2000). It should be noted that, when the protein content was expressed in g/kg fresh meat rather than in dry matter, there was no significant difference between diets or between breeds (212.6 and 215.3 g/kg fresh meat with the sugar-beet pulp or cereal based diets respectively; 217.2, 214.8 and 209.8 g/kg with the BB, LIM and AA animals respectively). By contrast, the differences remained large between breeds when fat content was expressed on a fresh basis (6.5, 16.4 and 24.0 g fat/kg fresh meat for BB, LIM and AA respectively, $P < 0.001$). These considerations are of importance from a double but antagonistic — dietetic and organoleptic — point of view. Indeed, the high levels of intramuscular fat in LIM and AA should fit better with the abeyance of any consumers especially interested in the taste of meat. But this is not in line with actual recommendations aiming at reducing animal fat intake.

Finally, the lack of relevant difference in the chemical composition of meat between the two diets in the present experiment could be ascribed to considerable similarities between these diets since the food ingredients were the same and the differences in proportions were not extreme. Diet effects might however be observed if roughages such as grass silage or hay were included in the diet.

Conclusion

At the proposed rates of inclusion of either cereal or sugar beet pulp in concentrate regimes offered to fattening bulls from three different breeds, few diet effects could be observed on animal performance and meat quality. Further research would be worth performing when more roughage are included in the diets.

Breed effects were however large. With a lower food intake associated to high killing-out percentage and to the production of a lean meat, the BB breed appears to be the most profitable in the actual system in Belgium. However, this assertion must be further examined at the level of possible specific economic niches for the other breeds.

References

Agabriel, J., Giraud, J.M. and Petit, M. 1986: Détermination et utilisation de la note d'engraissement en élevage allaitant. *Bulletin Technique CRZV Theix INRA* **66**: 43-50.

Allain, J. C., Le Lous, M., Bazin, S., Bailey, A. J. and Delaunay, A. 1978. Isometric tension developed during heating of collagenous tissues. Relationships with collagen cross-linking. *Biochimica et Biophysica Acta* **533**: 147-155.

Anonymous. 1991. Community scale for the classification of carcass of adult bovine animals. *Official publications of the European Communities no. 1208/81, 2930/81 and 1026/91*.

Ansay, M. and Hanset, R. 1979. Anatomical, physiological and biochemical differences between conventional and double-muscled cattle in the Belgian Blue and White breed. *Livestock Production Science* **6**: 5-13.

Association of Official Analytical Chemists. 1975. *Official methods of analysis, 12th edition* (ed. H. Horwitz). AOAC, Washington, DC.

Bailey, A. J. 1985. The role of collagen in the development of muscle and its relationship to eating quality. *Journal of Animal Science* **60**: 1580-1587.

Batjoens, P., Van Hoof, J. and Vereecke, D. 1990. De invloed van de spiervezelsamenstelling op enkele vleeskwaleitskenmerken bij jonge stieren. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift* **59**: 84-89.

Berg, R. T., Andersen, B. B. and Liboriussen, T. 1978. Growth of bovine tissues. Genetic influences on growth, patterns of muscle, fat and bone in young bulls. *Animal Production* **26**: 245-258.

Boccard, R. 1981. Facts and reflections on muscular hypertrophy in cattle: double muscling or culard. In: *Developments in Meat Science-2* (ed. R. Lawrie), pp. 1-28. Applied Science Publishers, London.

Boccard, R., Buchter, L., Casteels, E., Cosentino, E., Dransfield, E., Hood, D.E., Joseph, R. L., MacDougall, D. B., Rhodes, D. N., Schön, I., Tinbergen, B. J. and Touraille, C. 1981. Procedures for measuring meat quality characteristics in beef production experiments. Report of a working group in the Commission of the European Communities (CEC) Beef Production Research Programme. *Livestock Production Science* **8**: 385-397.

Bonaïti, B., Bibé, B., Havy, A. and Ménéssier, F. 1988a. Comparaison des races bovines Charolaise, Limousine et Maine-Anjou en race pure et en intercroisement. 2. Performances d'engraissement des taurillons purs et F1. *Génétique Sélection Evolution* **20**: 343-356.

Bonaïti, B., Bibé, B., Havy, A. and Ménissier, F. 1988b. Comparaison des races bovines Charolaise, Limousine et Maine-Anjou en race pure et en intercroisement. 3. Performances d'abattage des taurillons purs et F1. *Génétique Sélection Evolution* **20**: 461-476.

Brosh, A., Aharoni, Y., Levy, D. and Holzer, Z. 1995. Effect of diet energy concentration and age of Holstein-Friesian bull calves on growth rate, urea space and fat deposition, and ruminal volume. *Journal of Animal Science* **73**: 1666-1673.

Cabaraux, J.-F., Dufrasne, I., Roux, M., Istasse, L. and Hornick, J.-L. 2005. La production de viande bovine à partir de femelles de réforme. *INRA Productions Animales* **18** : 37-48.

Cassens, R. G., Demeyer, D., Eikelenboom, G., Honikel, K. O., Johansson, G., Nielsen, T., Renerre, M., Richardson, I. and Sakata, R. 1995. Recommendation of reference method for assessment of meat color. *Proceedings of 41st International Congress of Meat Science and Technology, San Antonio, United States of America, August 1995*, pp. 410-411.

Chambaz, A., Scheeder, M. R. L., Kreuzer, M. and Dufey P.-A. 2003. Meat quality of Angus, Simmental, Charolais and Limousin steers compared at the same intramuscular fat content. *Meat Science* **63**: 491-500.

Clinquart, A., Van Eenaeme, C., Mayombo, A. P., Gauthier, S. and Istasse, L. 1995. Plasma hormones and metabolites in relation to breed (Belgian Blue vs Holstein) and conformation (double-muscled vs dual purpose type). *Veterinary Research Communications* **19**: 185-194.

Clinquart, A., Van Eenaeme, C., Van Vooren, T., Van Hoof, J., Hornick, J. L. and Istasse, L. 1994. Meat quality in relation to breed (Belgian Blue vs Holstein) and conformation (double-muscled vs dual purpose type). *Sciences des aliments* **14**: 401-407.

Clinquart, A., Hornick, J. L., Van Eenaeme, C. and Istasse, L. 1998. Influence du caractère culard sur la production et la qualité de la viande des bovins Blanc Bleu Belge. *INRA Productions Animales* **11**: 285-297.

Clinquart, A., Istasse, L., Dufrasne, I., Mayombo, A., Van Eenaeme, C. and Bienfait, J. M. 1991. Effects on animal performance and fat composition of two fat concentrates in diets for growing-fattening bulls. *Animal Production* **53**: 315-320.

Commission Internationale de l'Eclairage. 1976. *Colorimetry: official recommendations of the International Commission on Illumination*. CIE no. 15 (E-1.3.1). CIE, Paris.

Crump, R. E., Simm, G., Nicholson, D., Findlay, R. H., Bryan, J. G. E. and Thompson, R. 1997. Results of multivariate individual animal model genetic evaluations of British pedigree beef cattle. *Animal Science* **65**: 199-207.

Dufasne, I., Gielen, M., Limbourg, P., Van Eenaeme, C. and Istasse, L. 1995. Effects of a grazing period on performance of finishing bulls: comparison with an indoor finishing system. *Animal Science* **60**: 75-80.

Eenaeme, C. van, Baldwin, P., Istasse, L., Lambot, O., Gielen, M. and Bienfait, J.-M. 1986. L'ensilage de pulpes surpressées mélangées au glutenfeed pour l'engraissement de taurillons précoces. *Annales de Médecine Vétérinaire* **130**: 359-372.

Eenaeme, C. van, Istasse, L., Gabriel, A., Clinquart, A., Maghuin-Rogister, G. and Bienfait, J.-M. 1990. Effect of dietary carbohydrate composition on rumen fermentation, plasma hormones and metabolites in growing-fattening bulls. *Animal Production* **50**: 409-416.

Failla, S., Gigli, S., Gaddini, A., Signorelli, F., Sañudo, C., Panea, B., Olleta, J.L., Monsón, F., Hocquette, J. F., Jailler, R., Alberti, P., Ertbjerg, P., Christiansen, M., Nute, G. R. and Williams, J. L. 2004. Physical quality of several European beef breeds: preliminary results. In *Proceedings of the 50th International Congress of Meat Science and Technology, Helsinki, August 2004*.

Geay, Y. and Renand, G. 1994. Importance de la variabilité génétique et du mode d'élevage des bovins sur les caractéristiques musculaires et les qualités organoleptiques de leurs viandes. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* **1**: 177-182.

Hanset, R. and Ansay, M. 1972. Régions privilégiées d'hypertrophie musculaire chez le bovin culard. *Annales de Médecine Vétérinaire* **116**: 17-25.

Hocquette, J. F., Bas, P., Bauchart, D., Vermorel, M. and Geay, Y. 1999. Fat partitioning and biochemical characteristics of fatty tissues in relation to plasma metabolites and hormones in normal and double-musled young growing bulls. *Comparative Biochemistry and Physiology A* **122**: 127-138 (Erratum, 1999. *Comparative Biochemistry and Physiology A* **123**: 311-312).

- Hocquette, J. F., Ortigues-Marty, I., Pethick, D. W., Herpin, P. and Fernandez, X.** 1998. Nutritional and hormonal regulation of energy metabolism in skeletal muscles of meat-producing animals. *Livestock Production Science* **56**: 115-143.
- Hocquette, J. F., Picard, B., Trillat, G., Normand, J., Boissy, A. and Culioli, J.** 2001. Relations entre caractéristiques des fibres musculaires et indicateurs de qualité de la viande dans le cas du muscle *longissimus thoracis* de taurillons limousins. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* **8**: 53-56.
- Istasse, L., Van Eenaeme, C., Evrard, P., Gabriel, A., Baldwin, P., Maghuin-Rogister, G. and Bienfait, J. M.** 1990. Animal performance, plasma hormones and metabolites in Holstein and Belgian Blue growing-fattening bulls. *Journal of Animal Science* **68**: 2666-2673.
- Listrat, A., Rakadjiyski, N., Jurie, C., Picard, B., Touraille, C. and Geay, Y.** 1999. Effect of the type of diet on muscle characteristics and meat palatability of growing Salers bulls. *Meat Science* **53**: 115-124.
- Martin, S. and Torreale, G.** 1962. L'appréciation de la qualité des carcasses bovines par la découpe du segment tricostal 7, 8, 9. *Annales de Zootechnie* **11**: 217-224.
- Monsón, F., Sañudo, C. and Sierra, I.** 2004. Influence of cattle breed and ageing time on textural meat quality. *Meat Science* **68**: 595-602.
- Muir, P. D., Smith N. B., Dobbie, P. M., Smith, D. R. and Bown, M. D.** 2001. Effects of growth pathway on beef quality in 18-month-old Angus and South Devon X Angus pasture-fed steers. *Animal Science* **72**: 297-308.
- Nishimura, T., Hattori, A. and Takahashi, K.** 1999. Structural changes in intramuscular connective tissue during the fattening of Japanese Black cattle: effect of marbling on beef tenderization. *Journal of Animal Science* **77**: 93-104.
- Okeudo, N. J. and Moss, B. W.** 2005. Interrelationships amongst carcass and meat quality characteristics of sheep. *Meat Science* **69**: 1-8.
- Ouali, A.** 1991. Conséquences des traitements technologiques sur la qualité de la viande. *INRA Productions Animales* **4**: 195-208.

Pethick, D. W., Fergusson, D. M., Gardner, G. E., Hocquette, J. F., Thompson, J. M. and Warner, R. 2005. Muscle metabolism in relation to genotypic and environmental influences on consumer defined quality of red meat. *Indicators of milk and beef quality* (eds. J. F. Hocquette and S. Gigli), pp. 95-110. EAAP Publication no. 112, Wageningen Academic Publishers, Wageningen.

Pethick, D. W., McIntyre, B. L., Tudor, G. and Rowe, J. B. 1997. The partitioning of fat in ruminants - can nutrition be used as a tool to regulate marbling. In *Recent Advances in Animal Nutrition in Australia 1997*, p151-158, University of New England.

Rodbotten, R., Hildrum, K.I. and Berg, J. 2002. Effects of concentrate level on carcass composition, tenderness and growth rate of Angus x NRF and Limousin x NRF bulls. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A, Animal Science* **52**: 72-80.

Sañudo, C., Panea, B., Olleta, J.L., Monsón, F., Sierra, I., Albertí, P., Ertbjerg, P., Christiansen, M., Gigli, S., Failla, S., Gaddini, A., Hocquette, J.F., Jailler, R., Nute, G.R. and Williams, J.L. 2004. Carcass quality of several European cattle breeds: preliminary results. *Proceedings of the 50th International Congress of Meat Science and Technology, Helsinki, August 2004*.

Sinclair, K. D., Lobley, G. E., Horgan, G. W., Kyle, D. J., Porter, A. D., Matthews, K. R., Warkup, C. C. and Maltin, C. A. 2001. Factors influencing beef eating quality. 1. Effects of nutritional regimen and genotype on organoleptic properties and instrumental texture. *Animal Science* **72**: 269-277.

Smet, S. de, Claeys, E., Balcaen, A., Van Den Brink, D., Seynaeve, M. and Demeyer D. 2000. Effect of the double-muscling genotype on carcass and meat quality in Belgian Blue slaughter bulls. *Proceedings of the 46th International Congress of Meat Science and Technology, Buenos Aires, Argentina, 27 August -1 September 2000*, pp. 70-71.

Smith, S. B. and Crouse, J. D. 1984. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. *Journal of Nutrition* **114**: 792-800.

Statistical Analysis Systems Institute. 2000. *SAS/STAT user's guide, version 8*. SAS Institute Inc., Cary, NC.

Uytterhaegen, L., Claeys, E., Demeyer, D., Lippens, M., Fiems, L. O., Boucqué, C. Y., Van de Voorde, G. and Bastiaens, A. 1994. Effects of double-muscling on carcass quality, beef tenderness and myofibrillar protein degradation in Belgian Blue White bulls. *Meat Science* **38**: 255-267.

Voorde, G. van de and Verbeke, R. 1983. Etude de la qualité des carcasses. II. Composition et valeur de la carcasse. *Revue de l'Agriculture* **36**: 351-368.

Warriss, P. D. 2000. *Meat science. An introductory text*. CAB International, Wallingford.

Wegner, J., Albrecht, E., Fiedler, I., Teuscher, F., Papstein, H.-J. and Ender, K. 2000. Growth- and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. *Journal of Animal Science* **78**: 1485-1496.

Wheeler, T. L., Cundiff, L. V., Shackelford, S. D. and Koohmaraie, M. 2005. Characterization of biological types of cattle (Cycle VII): carcass, yield, and longissimus palatability traits. *Journal of Animal Science* **83**: 196-207.

Table 1 *Composition and characteristics of the diets*

	Diet	
	Sugar-beet pulp	Cereals
Ingredients (g/kg)		
Sugar-beet pulp	500	183
Rolled barley	95	250
Crushed maize	95	250
Spelt	100	100
Soya-bean meal	85	80
Linseed meal	85	80
Molasses	30	30
Mineral mixture	10	10
Calcium carbonate	-	5
Sodium bicarbonate	-	12
Chemical composition (g/kg dry matter)		
Crude protein	161	159
Ether extract	22	29
Acid detergent fibre	146	92
Starch	142	317
Ca	8.9	7.4
P	3.7	4.4

Table 2 *Animal performance as influenced by dietary management and breed of young growing fattening bulls*

	Diet		Breed [†]			RSD	Significance		
	Pulp	Cereal	BB	LIM	AA		Diet	Breed	Interaction
No. of animals	18	18	12	12	12				
Initial live weight (kg)	338.0	339.8	330.4	375.0	311.3	64.6		+	
Final live weight (kg)	573.0	566.1	557.6	603.5	547.6	58.5		+	
Live-weight gain (kg)	235.1	226.3	227.2	228.5	236.3	39.2			
Duration (days)	144.2	139.6	142.7	141.5	141.5	12.7			
Average daily gain (kg/day)	1.63	1.62	1.59	1.62	1.66	0.20			
Food intake									
Dry matter (DM; kg/animal)	1366.3	1330.6	1279.0 ^a	1359.3 ^{ab}	1407.0 ^b	115.6		*	
DM (kg/day)	9.5	9.5	9.0 ^a	9.6 ^b	9.9 ^c	0.1		***	
FCR (kg DM per kg gain) [‡]	6.0	5.9	5.7	6.0	6.1	0.84			

^{a,b,c}: Within a row, breed means with different superscripts are significantly different ($P < 0.05$). +: $P < 0.1$, *: $P < 0.05$, ***: $P < 0.001$. [†] BB: Belgian Blue, LIM: Limousin, AA: Aberdeen Angus. [‡] FCR: food conversion ratio.

Table 3 *Slaughter characteristics and carcass composition as influenced by dietary management and breed of young growing fattening bulls*

	Diet		Breed†			RSD	Significance		
	Pulp	Cereals	BB	LIM	AA		Diet	Breed	Interaction
No of animals	18	18	12	12	12				
Slaughter characteristics									
Slaughter weight (kg)	555.8	549.1	540.8	585.4	531.2	56.7		+	
Warm carcass weight (kg)	332.5	334.2	352.6 ^a	355.1 ^a	292.3 ^b	36.0		***	
Cold carcass weight (kg)	324.4	326.0	344.0 ^a	346.4 ^a	285.2 ^b	35.1		***	
Killing-out proportion (g/kg)	598	608	652 ^a	607 ^b	550 ^c	16	+	***	
Carcass composition									
Muscle (g/kg)	693	689	775 ^a	676 ^b	622 ^c	22		***	
Adipose tissue (g/kg)	173	177	102 ^a	187 ^b	236 ^c	20		***	
Bone (g/kg)	135	135	123 ^a	138 ^b	143 ^b	12		**	
Muscle (kg)	225.7	226.4	266.5 ^a	234.4 ^b	177.3 ^c	26.5		***	
Adipose tissue (kg)	55.2	56.2	35.1 ^a	64.7 ^b	67.3 ^b	9.4		***	
Bone (kg)	43.5	43.4	42.4 ^a	47.3 ^b	40.6 ^a	4.3		**	

^{a,b,c}: Within a row, breed means with different superscripts are significantly different ($P < 0.05$). +: $P < 0.1$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$. † BB: Belgian Blue, LIM: Limousin, AA: Aberdeen Angus.

Table 4 *Meat quality as influenced by dietary management and breed of young growing fattening bulls*

	Diet		Breed†			RSD	Significance		
	Pulp	Cereals	BB	LIM	AA		Diet	Breed	Interaction
No of animals	18	18	12	12	12				
Temperature (°C)									
1 h <i>post mortem</i>	36.3	36.1	36.5 ^a	37.4 ^a	34.7 ^b	1.52		***	
2 h <i>post mortem</i>	31.0	31.1	30.5 ^a	32.6 ^b	30.0 ^a	2.50		*	
4 h <i>post mortem</i>	23.0	23.6	22.8	24.5	22.6	3.01			
pH									
1 h <i>post mortem</i>	6.76	6.78	6.75	6.78	6.79	0.10			
2 h <i>post mortem</i>	6.54	6.51	6.46	6.54	6.57	0.16			
4 h <i>post mortem</i>	6.24	6.23	6.22	6.21	6.27	0.24			
48 h <i>post mortem</i>	5.51	5.47	5.52	5.47	5.48	0.07	+		
Colour at day 2									
L* (%)	39.9	39.6	41.9 ^a	39.7 ^b	37.4 ^c	2.42		***	
a*	16.3	16.7	15.0 ^a	16.8 ^b	17.6 ^b	1.41		***	
b*	15.0	15.3	15.0	15.3	15.0	1.07			+
Cooking loss at day 2 (g/kg)	330.7	316.3	311.7 ^a	320.5 ^a	338.2 ^b	19.6	*	**	
WBPSF at day 2 (N)‡	52.7	44.4	48.0	52.2	45.6	12.03	*		*

^{a,b,c}: Within a row, breed means with different superscripts are significantly different (P<0.05). +: P < 0.1, *: P < 0.05, **: P < 0.01, ***: P < 0.001. † BB: Belgian Blue, LIM: Limousin, AA: Aberdeen Angus. ‡ Warner-Bratzler peak shear force.

Table 5 *Correlation coefficients between colour parameters in meat and enzyme activities related to the metabolic type of muscular fibres†*

	COX	LDH
Colour at day 2		
L*	- 0.531***	0.487**
a*	0.677***	- 0.522**

† COX: cytochrome-*c* oxydase, LDH: lactate dehydrogenase.

** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$.

Table 6 Chemical composition of meat as influenced by dietary management and breed of young growing fattening bulls

	Diet		Breed†			RSD	Significance		
	Pulp	Cereals	BB	LIM	AA		Diet	Breed	Interaction
No of animals	18	18	12	12	12				
Dry matter (DM, g/kg)	252.3	251.0	241.9 ^a	251.2 ^{ab}	261.9 ^b	13.8		**	
Organic matter (g/kg DM)	955.7	956.2	953.2 ^a	956.4 ^b	958.2 ^b	2.8		***	
Ash (g/kg DM)	44.3	43.8	46.8 ^a	43.6 ^b	41.8 ^b	2.8		***	
Protein (g/kg DM)	847.7	866.3	898.2 ^a	855.7 ^b	817.2 ^c	25.4	*	***	
Fat (g/kg DM)	65.4	57.9	26.9 ^a	65.1 ^b	93.0 ^c	15.7		***	

^{a,b,c}: Within a row, breed means with different superscripts are significantly different ($P < 0.05$). *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$. † BB: Belgian Blue, LIM: Limousin, AA: Aberdeen Angus.

II. Comparison of composition and quality traits of meat from young finishing bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds

C. Cuvelier, A. Clinquart, J.F. Hocquette, J.F. Cabaraux, I. Dufrasne, L. Istasse, J.L. Hornick

Meat Science, 2006, accepté pour publication

Abstract

Thirty-six young finishing bulls from three breeds (Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus) were fattened over five months with finishing diets based either on sugar-beet pulp or on cereals. Nutritional quality traits of meat — fat content and fatty acid composition with emphasis on the n-6 and n-3 polyunsaturated fatty acids — along with some organoleptic quality traits were measured. The Belgian Blue bulls had the lowest intramuscular fat content associated with lower saturated and monounsaturated fatty acid contents. The polyunsaturated fatty acid content did not differ to a large extent between the breeds, the AA bulls showing slightly higher values. Relative to energy intake, the overall contribution of meat to the n-3 fatty acid recommended intake was small, whatever the breed. By contrast, the contribution of meat to daily fat intake was of greater importance, especially for the Aberdeen Angus bulls. The quality traits of meat varied also according to the breed: compared to the Aberdeen Angus, the Belgian Blue bull meat had the stablest colour, the highest drip and the lowest cooking losses. The meat of Limousin bulls had intermediate characteristics for all the parameters.

1. Introduction

Over the last decades, growing attention has been paid to the dietetic aspects of bovine meat, and especially fat consumption. The fat content of meat and the fatty acid composition are of major interest. The levels of saturated fatty acids (SFA) and, to a lesser extent, monounsaturated fatty acids (MUFA) consumption are known to be associated in humans with many different pathological states, such as increased risks of coronary heart disease (Upritchard, Zeelenberg, Huizinga, Verschuren & Trautwein, 2005). Furthermore, polyunsaturated fatty acids (PUFA) from the n-6 series are involved in the synthesis of eicosanoids biologically active in very small quantities and with properties much more

inflammatory than eicosanoids from the n-3 series (Simopoulos, 2002). Therefore, nutritional guidelines recommend reductions in the intake of fat, especially SFA, and to optimise the intake of n-6 fatty acids relative to n-3 fatty acids (Brasseur, Delzenne, Henderickx, Huyghebaert & Kornitzer, 2004).

In Belgium, in 2004, about 1/3 of beef meat was provided by young finishing bulls and the double-muscling Belgian Blue (BB) animals represented the main breed (Service Public Fédéral Economie, P.M.E., Classes Moyennes et Energie, 2005). Finished on intensive indoor production systems with high-concentrate diets, it is characterized by carcasses with a high killing-out proportion and by very lean meat (Clinquart, Van Eenaeme, Van Vooren, Van Hoof, Hornick & Istasse, 1994). The fatty acid composition of the intramuscular fat of BB is characterised by having a high proportion of PUFA (Clinquart, Van Eenaeme, Istasse, Korsak, Baldwin & Bienfait, 1992; Raes, De Smet & Demeyer, 2001; Raes et al., 2003). Information is widely available on the fatty acid composition of the intramuscular fat in other beef breeds, (Itoh, Johnson, Cosgrove, Muir & Purchas, 1999; Raes et al., 2003; Engle & Spears, 2004), but comparison of the data is hard because of differences in the experimental designs. The fatty acid composition of the meat is largely influenced by the management system, such as finishing at grass, the proportion of roughages and the nature of the concentrates. Furthermore, many data are related to crossbred cattle (Enser, Hallett, Hewett, Fursey, Wood & Harrington, 1998; Mandell, Buchanan-Smith & Campbell, 1998; Laborde, Mandell, Tosh, Wilton & Buchanan-Smith, 2001). To our knowledge, no comparison of the nutritional quality of meat from different beef breeds fattened in the same intensive conditions has been reported. The first aim of this work was therefore to assess the intramuscular fatty acid composition, with emphasis on the n-6 and n-3 PUFA, in the meat from three beef breeds: BB, Limousin (LIM) and Aberdeen Angus (AA) fattened intensively, and to examine to which extent the current nutritional recommendations for humans are satisfied.

In addition to dietetic aspects consumers also attach great importance to sensory traits of the meat, such as tenderness, flavour and colour (for review, see Geay, Bauchart, Hocquette & Culioli, 2001), and also to other attributes like drip and cooking losses. The second purpose of this study was thus to present objective measurements of quality attributes of meat from BB, LIM and AA.

The low intramuscular fat content of the BB and, to a lesser extent, of other late-maturing beef breeds such as the LIM (Raes et al., 2003), is responsible for a weak flavour according to many consumers. It has been suggested that any dietary increase in glucose availability could favour the *de novo* lipogenesis within intramuscular adipocytes and therefore the marbling of the meat (Pethick, Harper & Oddy, 2004). Therefore, diet could be a way to enable intramuscular fat content to be maximized relative to subcutaneous fat. The third aim of this study was thus to compare the effects of two diets with different fermentation patterns in the rumen: a sugar-beet pulp-based diet and a cereal-based diet.

2. Material and methods

2.1. Animals and management

The Animal Care and Use Council of our Institute approved the use and treatments of animals in this study. A total of 36 young growing fattening bulls, initial age 12.8 ± 1.5 mo, were used: 12 BB chosen on their double-muscled phenotype, 12 LIM and 12 AA. The animals were fattened at the experimental station of the University of Liège. They were maintained in a free station barn, with straw as bedding. After a six-week-transition period with a diet high in roughages, they were randomly allocated by breed to two similar groups. The first group received a concentrate diet based on sugar-beet pulp and the second a concentrate diet based on cereals. The composition and characteristics of the diets are given in Table 1. The animals were fed once daily in the morning in amounts adequate to allow *ad libitum* intake of their respective finishing diets. At the end of the finishing period, the animals, in a non-fasted state, were transported to the nearest slaughterhouse. The slaughter period was planned over a 35 d interval. The animals were slaughtered according to a five-point scale degree of fatness (0: very lean; 5: very fat) estimated by palpation of the tail head, the loin and the rib area (Agabriel, Giraud & Petit, 1986). A degree of fatness of three for BB bulls served as reference for slaughter. The slaughter of animals of the two other breeds was pair-synchronized to that of BB by degressive degree of fatness of LIM and AA.

2.2. Measurements

2.2.1. Animal performance, slaughter and carcass characteristics

Animal performance was calculated on the basis of daily food intakes and on live weight measurements taken every four weeks.

At the slaughterhouse, live weights were recorded and animals were stunned and bled. Head, feet, skin, tail and the fifth quarter were successively removed. The killing-out proportion was calculated as the ratio of the warm carcass weight to the slaughter weight. Two days after slaughter, the 7th to 9th rib joint (3-rib cut) was removed from the right side of the carcass. It was dissected to separate lean meat, fat and connective tissue, and bone. The composition of the carcass was assessed by the regressions of Martin and Torreele (1962).

2.2.2. Chemical composition and fatty acid content

Within 30 min after slaughter, samples were taken from *Longissimus thoracis* (LT) and immediately frozen in liquid nitrogen for storage until analysis for metabolic characteristics.

The determination of the fatty acid profile in meat samples was performed using gas chromatography (GC) after extraction and trans-esterification of fatty acids according to the method of Sukhija and

Palmquist (1988) adapted to freeze-dried meat. A combined one-step extraction and esterification method was carried out using a mixture of solvents containing methanol, benzene and acetyl chloride, to produce the fatty acid methyl esters. The internal standard was margaric acid (C17:0). A 1 μ l aliquot was injected into a Chrompack CP 9001 chromatograph (Middelburg, The Netherlands) fitted with a CP-9010 automatic liquid sampler, a split-splitless injector and a 901A flame ionization detector (Chrompack, Middelburg, The Netherlands). The GC system was fitted with an Omegawax 320 fused silica capillary column (30 m x 32 mm i.d.) with a stationary polyethylene glycol phase (Supelco, Bellefonte, United States of America) coated with a 0.25 μ m film thickness. Hydrogen was used as carrier gas at a pressure on the top of the column of 50 kPa. The column temperature was programmed from 120 to 240 °C at a rate of 5 °C/min. The temperatures of the injection port and detector were 250 °C and 260 °C respectively. The injection was performed in the split mode with a split ratio of 1:25. The software Alltech Allchrome Plus Chromatography Data System Version 1.4.2.1. (Alltech Associates Inc., Lokeren, Belgium) was used for data processing. Fatty acids were identified by comparison of their retention times with that of the corresponding standard mix (Supelco 37 Component FAME Mix, Sigma-Aldrich, Bornem, Belgium).

Dry matter of meat samples was obtained by freeze-drying. Crude protein was measured in 250 mg dry matter by the Kjeldahl method with block digestion (Tecator) and subsequent automated ammonia determination by the Berthelot reaction using Technicon Autoanalyzer methodology. Intramuscular fat content was calculated from the identified individual fatty acid contents, assuming a molar ratio of fatty acid to glycerol of 3.

2.2.3. *Technological measurements of meat quality*

Two days after slaughter, a pair of 2.5 cm-thick cuts was sampled from the LT separated from the 7th to 9th rib joint.

The first cut was frozen at -20 °C until subsequent analysis. For mechanical assessment, the cut was thawed overnight at 4 ± 1 °C and then cooked, sheltered in an open plastic bag, in a water bath for 50 min at 75°C. The bag was cooled in cold tap water to room temperature. The tenderness, expressed by its opposite, the toughness, was estimated by the measurement of the Warner-Bratzler peak shear force (WBPSF) with a Lloyd LR 5K testing machine (Lloyd Instruments Ltd, Fareham, England) perpendicular to the muscular fibres direction on ten 1.25 cm-diameter cores, obtained from the cooked cuts (Boccard et al., 1981).

The pH was measured in the second 2.5 cm-thick cut, using a Portamess 751 Knick pH-meter (Knick GmbH & Co, Berlin, Germany) with a Mettler-Toledo (LoT406-M-DXK-S7/25) combined-penetration glass spear pH-electrode (Mettler-Toledo International Inc., Urdorf, Switzerland). The pH values given in the table are the averages of six measurements each time. The colour was objectively measured after 1.5 h blooming time with the Hunterlab Labscan II device, according to Commission

Internationale de l'Eclairage (1976). There were five measurements per sample distributed on the surface (Cassens et al., 1995).

The cut was then stored at 4 ± 1 °C in individual closed plastic bags. After 6 days storage, the cuts were weighed in order to estimate drip loss and the colour was measured again as described above. The cuts were then frozen at -20 °C until subsequent analysis. After thawing as previously described, the cuts were heated in open plastic bags in a water bath for 50 min at 75°C. The bags were then cooled in cold tap water to room temperature. They were then drained and cuts were mopped gently dry with paper tissue. The difference between raw and heated weights was recorded as cooking loss and expressed as a proportion of the raw weight (Boccard et al., 1981). Mechanical properties at day 8 were assessed as described above for day 2.

2.2.4. Metabolic characteristics

Activities of cytochrome-*c* oxidase (COX) (EC 1.9.3.1) and citrate synthase (CS) (EC 4.1.3.7.), two enzymes representative of oxidative metabolism (for a review see Hocquette, Ortigues-Marty, Pethick, Herpin & Fernandez, 1998), were assessed in the LT samples as described by Piot, Veerkamp, Bauchart and Hocquette (1998). Activities of lactate dehydrogenase (LDH) (EC 1.1.1.2.7) and phosphofructokinase (PFK) (EC 2.7.1.11), two enzymes representative of glycolytic metabolism (Hocquette et al., 1998), were determined as described by Ortigues-Marty, Hocquette, Bertrand, Martineau, Vermorel and Toullec (2003).

2.3. Statistical analysis

Data were analysed using the general linear models procedure of Statistical Analysis Systems Institute (2000). The following model was used: $Y_{ij} = \mu + D_i + B_j + (DB)_{ij} + \epsilon_{ij}$ where Y_{ij} = value of the studied variable, D_i = fixed effect of diet_{*i*}, B_j = fixed effect of breed_{*j*}, $(DB)_{ij}$ = interaction of diet_{*i*} and breed_{*j*}, ϵ_{ij} = least square residual error. For data relative to food intake, the interaction was not included in the model since the 6 groups (2 diets x 3 breeds) were experimental units. Means were compared by student's t-test. Comparisons between meat tenderness at 2 and 8 days were performed with paired student's t-test.

3. Results

3.1. Dietary effects on animal performance and meat quality

There were only a few effects of the diet on any of the measured parameters, so diet effects are not reported in the tables but are discussed in the text. No effect of diet was observed on animal performance or slaughter and carcass characteristics, except a tendency for the cereal-based diet to

induce a slightly higher killing-out proportion ($P=0.078$). No effect of the diet was observed either on the chemical composition or on fatty acid content of the meat, except on the ratio C18:2 n-6/C18:3 n-3 ($P<0.001$) and on the ratio n-6/n-3 ($P<0.01$), the cereal-based diet giving 20 and 12% higher values for these 2 ratios, respectively. Concerning the technological parameters, there was only a diet effect on tenderness at days 2 and 8, the cereal-based diet being associated with a slightly less tough meat (44.4 vs 52.7 N, $P<0.05$ and 29.0 vs 34.6 N, $P<0.01$ at days 2 and 8, respectively). A tendency for a higher pH at 48 h *post mortem* was also observed for the pulp-based diet (5.51 vs 5.47 for the pulp-based diet and the cereal-based diet, respectively, $P=0.097$).

3.2. Breed effects on animal performance, slaughter and carcass characteristics

The effects of breed on animal performance and slaughter and carcass characteristics were previously described by Cuvelier et al. (2005). Briefly summarized, the average daily gain was not significantly affected by breed (1.62 kg/day) but daily dry matter intake was significantly higher for the AA bulls and lower for the BB bulls (9.9, 9.6 and 9.0 kg/day for the AA, LIM and BB, respectively, $P<0.001$). The slaughter weights were similar for the three breeds (552.5 kg), with a tendency for the LIM bulls to be slightly heavier ($P=0.059$). The dressing-out percentage and the carcass composition varied widely between breeds. With a value of 65.2%, the BB animals presented the highest dressing-out percentage, followed by the LIM (60.7%) and then the AA animals (55.0%) ($P<0.001$). Moreover, the BB carcasses had the highest proportion of muscle and the lowest adipose tissue proportion, the opposite findings being found for the AA carcasses (77.5 and 10.2 for the BB, 67.6 and 18.7 for the LIM, 62.2 and 23.6% for the AA, respectively for the muscle and adipose tissue proportions, $P<0.001$).

3.3. Breed effects on chemical composition and fatty acid content

The chemical composition and the fatty acid content expressed per 100 g of fresh meat are given in Table 2. This format allows the calculation of nutritional intake values and the comparison with requirements in the nutritional guidelines. No effect of breed was observed on the protein content of the meat. By contrast, the intramuscular fat content varied widely with the BB bulls offering the leanest meat and the AA bulls the fattest ($P<0.001$). Similarly, the SFA and MUFA contents were significantly affected by breed, the BB animals having lower values for both parameters, while the AA animals had highest values. The total PUFA content was also affected by breed. The AA bulls had the highest PUFA content and the BB bulls the lowest, the LIM bulls being not significantly different from the two other breeds. It was noteworthy that the relative differences related to the PUFA content between the three breeds were approximatively 10%, whereas the relative differences related to the SFA or MUFA content were about 500%. When the intramuscular fat content increased, there were

large increases in the SFA and MUFA contents while the changes were small for the PUFA content (Figure 1). The fatty acid content of the n-6 series was not significantly different between the three breeds, while the opposite was observed for the fatty acid content of the n-3 series, the AA bulls being characterized by the highest n-3 fatty acid content and the BB bulls by the lowest. The n-6/n-3 ratio was also widely different between breeds, the BB animals presenting the highest ratio and the AA animals the lowest ($P < 0.001$). Although the sum of n-6 fatty acids was not significantly affected by the breed, some of the individual n-6 fatty acids such as C20:2 n-6 and C20:4 n-6 differed between the three breeds. The major n-6 fatty acid was C18:2 n-6. Although numerical differences were observed, the C18:2 n-6 contents did not significantly differ between the three breeds. By contrast, the C18:3 n-3 and the C20:5 n-3 contents differed significantly between the breeds, the AA bulls showing the highest contents. No significant differences were found for the two other n-3 fatty acids — C22:5 n-3 and C22:6 n-3, although higher numerical values were observed in meat from the AA bulls. C18:3 n-3 and C22:5 n-3 were the two major n-3 fatty acids. The ratio C18:2 n-6/C18:3 n-3 was significantly different between breeds with the same pattern as for n-6/n-3.

3.4. Breed effects on organoleptic parameters

At day 2 (Table 3), significant breed differences in colour were observed with the BB bulls having the lightest and the least red meat, while the AA bulls had the darkest and the reddest meat. The LIM bulls had intermediate values for both parameters, which were significantly different from the two other breeds for L^* but not from the AA bulls for a^* . Tenderness was not significantly affected by breed, but large numerical differences were observed, the LIM bulls showing the toughest meat.

At day 8 (Table 3), the colour of the meat was also significantly affected by the breed. At this time, BB bulls had the lightest and the reddest meat, whilst the opposite was observed for the AA bulls. Between days 2 and 8, the L^* increased similarly for the three breeds, but changes in redness between days 2 and 8 varied according to the breed. The redness increased for the BB bulls, changed to a small extent for the LIM bulls and decreased for the AA bulls ($P < 0.001$). Meat toughness at day 8 was not affected by breed and was significantly lower than at day 2, whatever breed ($P < 0.001$). The extent of decrease, however, did not differ between breeds (Table 3). Furthermore, the coefficient of variation of the data set for toughness decreased sharply from day 2 to day 8 in the BB (31 vs 16%) and LIM (24 vs 16%) bulls, but not for AA bulls (25 vs 26%). The water holding capacity, measured by the drip losses and the cooking losses, varied largely between the breeds: the BB bulls had the highest drip losses, the AA bulls the lowest and the LIM bulls intermediate values (Table 3, $P < 0.001$). By contrast, higher cooking losses were observed for the AA bulls compared to the other breeds, the BB and LIM bulls being not significantly different ($P < 0.001$).

3.5. Breed effects on metabolic characteristics

The activity of LDH was significantly affected by breed (Table 4). The AA bulls showed the lowest activity, while the BB bulls had the highest, the LIM bulls being significantly different from the BB bulls. The activity of PFK was not significantly different between the breeds. The activities of mitochondrial enzymes (CS and COX) differed significantly between breeds. The BB bulls presented the lowest activities for both enzymes and the AA bulls the highest.

4. Discussion

4.1. Diet effects on animal performance and meat quality traits

The tendency observed for a lower killing-out proportion with the pulp-based diet could be due to the physico-chemical properties of the sugar-beet pulp, which promote higher water retention in the rumen due to their high soluble fibre content as partly indicated by a larger ADF content. The lack of diet effect on the meat fat content was unexpected because when compared to sugar-beet pulp, cereals produce more propionate in the rumen and/or more glucose in the small intestine from undegradable starch (Van Eenaeme, Istasse, Gabriel, Clinquart, Maghuin-Rogister & Bienfait, 1990; Seal & Parker, 2000). This is expected to promote lipogenesis through the production of insulin (Istasse, MacLeod, Goodall & Orskov, 1987) and the increased glucose available for intramuscular adipocytes that probably preferentially use this substrate for long chain fatty acid synthesis (Smith & Crouse, 1984; Hocquette, Jurie, Bonnet & Pethick, 2005). Therefore, the cereal-based diet was expected to lead to an increase in fatty acid synthesis within intramuscular adipocytes, especially of SFA and MUFA, and consequently an increase in intramuscular fat content of the meat (Pethick et al., 2004). The higher C18:2 n-6/C18:3 n-3 and n-6/n-3 ratios with the cereal-based diet is likely to be explained by a high concentration of C18:2 n-6 in maize (about 50 to 60% of the total of fatty acids, Sauvant, Perez & Tran, 2004). The reason for a less tough meat with the cereal-based diet observed at day 2 and 8 is unclear. Most of the related literature reports a lack of any diet effect on beef tenderness, but these have mainly compared roughage- and cereal-based diets (Fortin, Veira, Froehlich, Butler & Proulx, 1985; Mandell et al., 1998; Patterson, Steen, Moore & Moss, 2000). Listrat, Rakadjiyski, Jurie, Picard, Touraille and Geay (1999) observed higher soluble collagen content and an increased proportion of type III collagen in the LT muscle of cattle receiving hay rather than silage but there was no significant difference in tenderness by sensory analysis. The tendency for the cereal-based diet to induce a slightly lower pH at 48 h *post mortem* is probably due to a higher glycogen content in the muscle, with a subsequent higher lactic acid production. This difference in pH at 48 h *post mortem* could be the cause of the tenderness differences, since tenderness decreases as pH ultimate increases from about 5.5 to 6 (Purchas, Yan & Hartley, 1999).

4.2. Breed effects on chemical composition and fatty acid content of the meat

The intramuscular fat content of our doubled-muscled BB bulls was slightly lower than values reported by De Smet, Webb, Claeys, Uytterhaegen and Demeyer (2000) and Raes et al. (2001, 2003) (0.88, 0.91 and 0.87 respectively). In addition, large differences between breeds do exist, although it is probable that the high concentrate feed offered to the animals in this intensive finishing scheme exacerbated the deposition of intramuscular fat in AA, and in LIM to a lesser extent, since the level of energy in diet is known to influence the fat deposition, especially in early-maturing breeds (Brosh, Aharoni, Levy & Holzer, 1995). Higher intramuscular fat content in the LIM and AA bulls was also associated with a higher SFA and MUFA content, whereas the PUFA content varied only to a small extent. These observations, already reported (Raes et al., 2001, 2003), are mainly due to the preferential incorporation of PUFA into the phospholipids associated within the cell membranes, whereas SFA and MUFA are deposited mainly in the triacylglycerol fraction, which increases with intramuscular fat content (review of De Smet, Raes & Demeyer, 2004). The higher PUFA content of AA bulls, may be explained by the more oxidative nature of the LT muscle in this breed — with consequently more cell membranes and more phospholipids — as indicated by the large differences between breeds in enzyme activities related to the metabolic type of muscular fibres. However, the increase in PUFA content in the AA bulls was associated with a higher total n-3 fatty acid content and with a higher C18:2 n-6 content, without any increase in the sum of n-6 fatty acids with more than 18 carbon atoms, a lower content of these latter fatty acids being even observed in comparison with the two other breeds. Clearly, PUFA with more than 18 carbon atoms are almost exclusively deposited in phospholipids while the C18:3 n-3 is partitioned more or less equally in triacylglycerols and phospholipids (review of De Smet et al., 2004). In consequence, the higher PUFA content of the AA bulls could be also attributed to their higher intramuscular fat content. This is in line with the C18:2 n-6/C18:3 n-3 ratio observed in the three breeds. As previously described with very lean meat (Raes et al., 2001, 2003), the C18:2 n-6/C18:3 n-3 ratio was the highest in the BB bulls. The higher intramuscular fat content of AA bulls — and LIM bulls to a lesser extent — increased the C18:3 n-3 content and decreased the C18:2 n-6/C18:3 n-3 ratio.

The n-6/n-3 ratio was highest in the BB bulls, owing to a much lower n-3 fatty acid content in this group while the n-6 fatty acid content was similar for the three breeds. The ratio obtained for BB and LIM meat were similar to values reported by Raes et al. (2003) (6.70 and 4.91, respectively).

According to the Belgian nutritional guidelines, the optimal n-6/n-3 ratio of the human diet should be 2-6/1 (Brasseur et al., 2004), which requires a reduction in n-6 PUFA intake and an increase in n-3 PUFA, since the current n-6/n-3 ratio in Western diets is 15-16.7/1 (Simopoulos, 2002). The ratio observed in the three breeds were in line with the recommendations, although a little too high in BB, the AA bulls having the best ratio. Moreover, the Belgian dietary guidelines include the following targets as percentages of total energy intake for n-3 fatty acids: n-3 PUFA, 1.3-2%; C18:3 n-3, >1%;

C20:5 n-3 (eicosapentaenoic acid, EPA) + C22:6 n-3 (docosahexaenoic acid, DHA), >0.3% (Brasseur et al., 2004). Consequently, on the basis of a 2000 kcal (metabolisable energy, ME) diet, a 200 g piece of LT from BB, LIM and AA bulls brings about 10% of the energy required (considering respectively 4 and 9 kcal ME/g of protein and fat) but respectively 1.4, 1.7 and 2.3% of n-3 PUFA recommended intake, 0.9, 1.4 and 2.0% of C18:3 n-3 intake, 1.6, 1.8 and 2.7% of EPA + DHA intake (Figure 2). Consequently, although large differences do exist between breeds in the n-3 PUFA content, these are of minor importance at the consumer level, owing to their very low contribution to the recommended dietary intake in humans. Although the AA breed tended to be slightly closer to the nutritional guidelines concerning the n-3 fatty acids, its higher intramuscular fat content is undesirable. According to the Belgian nutritional guidelines, the MUFA intake should be at least 10% En, while the SFA intake should not exceed 10% En, the total fat intake having to stay under 30% En (Brasseur et al., 2004). Again, on a basis of 2000 kcal diet, a 200 g piece of LT from BB, LIM and AA bulls had, respectively, 2.2, 6.2 and 9.2% of the maximum recommended SFA intake, 1.6, 5.6 and 8.8% of MUFA intake and 2.0, 4.9 and 7.2% of maximum recommended total fat intake (Figure 2). Thus, large differences exist between the breeds with regard to SFA, MUFA and total fat contents. In this context, the meat from the BB breed seems to contribute the least in terms of SFA, MUFA and total fat to the current recommendations, and is therefore supposed to be the healthiest for people wanting or needing to limit their energy intake.

4.3. Breed effects on organoleptic parameters

The differences of colour observed at day 2 can be explained by the metabolic type of muscular fibres. The more glycolytic metabolism of the BB bulls was most likely associated with a lower intramuscular myoglobin content and, in consequence, with a less red and lighter meat. In contrast, the AA bulls were characterized by a more oxidative metabolism. Comparing double-muscled and dual-purpose type BB bulls, Clinquart et al. (1994) observed a less red meat in the double-muscled animals, associated with a 30% lower myoglobin content. Although non-significant, large differences in toughness at day 2 were observed between the three breeds. The coefficients of variation for shear force measurements within each breed were about 31, 24 and 25% for the BB, LIM and AA bulls, respectively. This is a common observation due to the typical large variability in meat tenderness found within homogeneous animal groups.

The increase in the a^* - value in the BB bulls from day 2 to day 8 was unexpected. But, similar observations were previously reported by Hood (1980) in fresh meat compared to meat aged for several days, and by McKenna, Mies, Baird, Pfeiffer, Ellebracht and Savell (2005) in meat at day 0 compared to meat at day 1. According to Ledward (1992), although muscle oxygenates very rapidly upon exposure to oxygen, it has a relatively high oxygen consumption rate in the first 96 h *post mortem*, which can limit its fully oxygenation. In these conditions, the a^* values recorded at day 2 in

the three breeds were probably underestimated, and the decrease in redness observed in the AA bulls between day 2 and day 8 was probably still higher than that reported. Therefore, the meat from double-muscled BB bulls was in fact characterized by the most stable color.

The discoloration of meat results from oxidation of deoxymyoglobin to metmyoglobin (review of Mancini & Hunt, 2005). Comparing Holstein and crossbred beef steers, Faustman and Cassens (1991) reported differences in meat color stability, the Holstein beef displaying higher values for pigment oxidation (% metmyoglobin) than crossbred beef. The specific a^* -value evolution in the BB bulls could be explained by their low myoglobin content (Cliquart et al., 1994), and, in consequence, by a less pronounced effect of the pigment oxidation compared to the other breeds. Differences in redness evolution between the breeds could also be due to differences in the metmyoglobin reducing activity and/or the amount of its essential cofactor NADH (review of Bekhit & Faustman, 2005). According to Mancini, Kim, Hunt and Lawrence (2004), LDH is involved in regeneration of *post mortem* NADH from lactate and, consequently, in metmyoglobin reduction. The LDH may be an overlooked endogenous enzyme that has potential to influence color life and the breed differences in LDH activity observed in this study could warrant further research. The increase in L^* values in the three breeds has to be associated with the decreased a^* values. Similar observations were reported by Lopez-Bote, Daza, Soares and Berges (2001) in lamb *Longissimus lumborum* muscle samples stored for nine days. It may also be due to *post mortem* protein degradation, which increases the light scattering properties of the meat and thereby increases the L^* values (Offer, 1991).

The decrease in toughness between day 2 and day 8 was the well known consequence of the ageing of meat during storage. The extent of decrease and toughness at day 8 were not significantly different between the breeds, but at day 8, BB meat was least tough. Several authors have reported, however, clearly higher WBPSF at day 8 in the LT muscle of double-muscled BB bulls compared to normal animals (Cliquart et al., 1994; Uytterhaegen et al., 1994; Fiems, De Campeneere, De Smet, Van de Voorde, Vanacker & Boucqué, 2000), demonstrating a higher myofibrillar toughness, probably related to a lower *post mortem* proteolysis in the double-muscled animals (Uytterhaegen et al., 1994). Collagen content is another determinant of beef tenderness that decreases from high values in British breeds such as AA to lower contents in continental breeds (LIM) and in double-muscled animals (Geay & Renand, 1994). Higher collagen content in the LT was indeed reported in Angus than in LIM steers (Chambaz, Scheeder, Kreuzer & Dufey, 2003) and in LIM compared to double-muscled BB cattle (Raes et al., 2003). However, it is probable that in our study, the connective tissue contribution to toughness was limited since beef was cooked at 75°C, and cooking increases the intramuscular connective tissue contribution to toughness in the range 20-50°C, but the myofibrillar contribution is more prominent above 60°C (see Purslow, 2005). Hence, it could be suggested that in our study, the double-muscled BB meat expressed a reduced myofibrillar toughness and a faster tenderization than the two other breeds. However, the differences in meat toughness between animals and breeds tend to

decrease with ageing (Monsón, Sanudo & Sierra, 2004). Our results confirm these observations since the variability of WBPSF between and within breeds was lower at day 8 compared to day 2.

The drip and cooking losses, two measurements to estimate the water-holding capacity of the meat, were significantly affected by the breed and showed opposite rankings across the breeds. Similarly, in a comparison of double-muscled BB with heterozygous and normal animals, the double-muscled BB had the highest drip losses and the lowest cooking losses (De Smet, Claeys, Balcaen, Van Den Brink, Seynaeve & Demeyer, 2000). Higher drip losses at 48 hours *post mortem* and lower cooking losses at day 14 were also reported in LIM steers compared to Angus steers at a similar intramuscular fat content (Chambaz et al., 2003). In our study, the differences observed for the drip losses could not be explained by the rate of *post mortem* decrease of pH (data not shown) or by the ultimate pH, which were similar in the three breeds. In these conditions, it could be suggested that the lower water-holding capacity of raw meat in the double-muscled BB bulls could be due to their higher meat water content. Besides, according to the suggestion of Gariépy, Seoane, Cloteau, Martin and Roy (1999), meat water-holding capacity increases with the amount of connective tissue, the perimysium layer acting as a barrier effect to prevent fluid from passing. Therefore, the lower collagen content of double-muscled BB bulls (Uytterhaegen et al., 1994; Raes et al., 2003) could also be responsible for higher drip losses. The higher drip losses in the BB bulls were compensated for by lower cooking losses. According to Allain, Le Lous, Bazin, Bailey and Delaunay (1978) and Bailey (1985), the shrinkage of the collagen fibres occurring during cooking at high temperatures generates a tension compressing the muscle fibres, which results in considerable loss of fluid. Moreover, Okeudo and Moss (2005) reported, in a trial with sheep, a significant positive correlation between total collagen and heat-insoluble collagen with cooking losses. Hence, it could be possible that the higher collagen content of the AA bulls (Geay & Renand, 1994; Chambaz et al., 2003) led to higher fluid losses during cooking.

5. Conclusion

The current rates of inclusion of cereals or sugar beet pulp in the finishing diets offered to the bulls were probably insufficient to show any diet effect on the nutritional and quality traits of meat. Breed effects were, however, very large. The contribution of bovine meat from young bulls to n-3 PUFA recommended intake in the human diet is of minor importance, while the contribution of intramuscular fat to the fat recommended intake has to be taken into account, especially in the case of AA bulls. From the quality traits point of view, the BB meat, with a more stable colour and a lower cooking losses, should be more appreciated at the consumer level than the meat from the two other breeds, although the low fat content could be a serious disadvantage in terms of flavour.

Acknowledgements

The authors are particularly grateful to Drs. J.-M. Godeau (University of Liège, Sart-Tilman) and C. Jurie (INRA, Theix) for helpful discussions and advices and D. Chadeyron for his skilled technical assistance to this work. Agriculture Directorate-General (Research Department) of the Ministry of Region Wallonne (Belgium) is gratefully acknowledged for financial support.

References

- Agabriel, J., Giraud, J.M., & Petit, M. (1986). Détermination et utilisation de la note d'engraissement en élevage allaitant. *Bulletin Technique C.R.Z.V. Theix, INRA*, 66, 43-50.
- Allain, J. C., Le Lous, M., Bazin, S., Bailey, A. J., & Delaunay, A. (1978). Isometric tension developed during heating of collagenous tissues. Relationships with collagen cross-linking. *Biochimica et Biophysica Acta*, 533, 147-155.
- Bailey, A. J. (1985). The role of collagen in the development of muscle and its relationship to eating quality. *Journal of Animal Science*, 60, 1580-1587.
- Bekhit, A.E.D., & Faustman, C. (2005). Metmyoglobin reducing activity. *Meat Science*, 71, 407-439.
- Boccard, R., Buchter, L., Casteels, E., Cosentino, E., Dransfield, E., Hood, D.E., Joseph, R. L., MacDougall, D. B., Rhodes, D. N., Schön, I., Tinbergen, B. J., & Touraille, C. (1981). Procedures for measuring meat quality characteristics in beef production experiments. Report of a working group in the Commission of the European Communities (CEC) Beef Production Research Programme. *Livestock Production Science*, 8, 385-397.
- Brasseur, D., Delzenne, N., Henderickx, H., Huyghebaert, A., & Kornitzer, M. (2004). *Recommandations et Allégations Concernant les Acides Gras Omega-3. Version 2004*. Bruxelles: Conseil Supérieur d'Hygiène.
- Brosh, A., Aharoni, Y., Levy, D., & Holzer, Z. (1995). Effect of diet energy concentration and age of Holstein-Friesian bull calves on growth rate, urea space and fat deposition, and ruminal volume. *Journal of Animal Science*, 73, 1666-1673.
- Cassens, R. G., Demeyer, D., Eikelenboom, G., Honikel, K. O., Johansson, G., Nielsen, T., Renner, M., Richardson, I., & Sakata, R. (1995). Recommendation of reference method for assessment of

- meat color. In *Proceedings 41st international congress of meat science and technology* (pp. 410-411), 20-25 August 1995, San Antonio, United States of America.
- Chambaz, A., Scheeder, M.R.L., Kreuzer, M., & Dufey, P.-A. (2003). Meat quality of Angus, Simmental, Charolais and Limousin steers compared at the same intramuscular fat content. *Meat Science*, 63, 491-500.
- Clinquart, A., Van Eenaeme, C., Istasse, L., Korsak, N., Baldwin, P., & Bienfait, J.M. (1992). Effect of breed on lipid metabolism in growing-fattening bulls. 2. Fatty acid composition in the carcasses. In *Proceedings of the winter meeting of the British Society of Animal Production* (p. 183), 23-25 March 1992, Scarborough, United Kingdom.
- Clinquart, A., Van Eenaeme, C., Van Vooren, T., Van Hoof, J., Hornick, J. L., & Istasse, L. (1994). Meat quality in relation to breed (Belgian Blue vs Holstein) and conformation (double-muscled vs dual purpose type). *Science des Aliments*, 14, 401-407.
- Commission Internationale de l'Eclairage (1976). *Colorimetry: official recommendations of the International Commission on Illumination*. CIE no. 15 (E-1.3.1). CIE, Paris.
- Cuvelier, C., Cabaraux, J.F., Dufrasne, I., Clinquart, A., Hocquette, J.F., Istasse, L., & Hornick, J.L. (2006). Animal performance, slaughter characteristics and meat quality of young bulls from Belgian Blue, Limousin and Aberdeen Angus breeds fattened with a pulp or a cereal-based diet. *Animal Science*, 82, 125-132.
- De Smet, S., Claeys, E., Balcaen, A., Van Den Brink, D., Seynaeve, M., & Demeyer, D. (2000). Effect of the double-muscling genotype on carcass and meat quality in Belgian Blue slaughter bulls. In *Proceedings 46th international congress of meat science and technology* (pp. 70-71), 27 August-1 September 2000, Buenos Aires, Argentina.
- De Smet, S., Webb, E.C., Claeys, E., Uytterhaegen, L., & Demeyer, D.I. (2000). Effect of dietary energy and protein levels on fatty acid composition of intramuscular fat in double-muscled Belgian Blue bulls. *Meat Science*, 56, 73-79.
- De Smet, S., Raes, K., & Demeyer, D. (2004). Meat fatty acid composition as affected by fatness and genetic factors : a review. *Animal Research*, 53, 81-98.

- Engle, T.E., & Spears, J.W. (2004). Effect of finishing system (feedlot or pasture), high-oil maize, and copper on conjugated linoleic acid and other fatty acids in muscle of finishing steers. *Animal Science*, 78, 261-269.
- Enser, M., Hallett, K.G., Hewett, B., Fursey, G.A.J., Wood, J.D., & Harrington, G. (1998). Fatty acid content and composition of UK beef and lamb muscle in relation to production system and implications for human nutrition. *Meat Science*, 49, 329-341.
- Faustman, C., & Cassens, R.G. (1991). The effect of cattle breed and muscle type on discoloration and various biochemical parameters in fresh beef. *Journal of Animal Science*, 69, 184-193.
- Fiems, L.O., De Campeneere, S., De Smet, S., Van de Voorde, G., Vanacker, J.M., & Boucqué, C.V. (2000). Relationship between fat depots in carcasses of beef bulls and effect on meat colour and tenderness. *Meat Science*, 56, 41-47.
- Fortin, A., Veira, D.M., Froehlich, D.A., Butler, G., & Proulx, J.G. (1985). Carcass characteristics and sensory properties of Hereford X Shorthorn bulls and steers fed different levels of grass silage and high moisture barley. *Journal of Animal Science*, 60, 1403-1411.
- Gariépy, C., Seoane, J.R., Cloteau, C., Martin, J.F., & Roy, G.L. (1999). The use of double-muscled cattle breeds in terminal crosses: meat quality. *Canadian Journal of Animal Science*, 79, 301-308.
- Geay, Y., & Renand, G. (1994). Importance de la variabilité génétique et du mode d'élevage des bovins sur les caractéristiques musculaires et les qualités organoleptiques de leurs viandes. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*, 1, 177-182.
- Geay, Y., Bauchart, D., Hocquette, J.F., & Culioli, J. (2001). Effect of nutritional factors on biochemical, structural and metabolic characteristics of muscles in ruminants; consequences on dietetic value and sensorial qualities of meat. *Reproduction Nutrition Development*, 41, 1-26 and 41, 377.
- Hocquette, J. F., Ortigues-Marty, I., Pethick, D. W., Herpin, P., & Fernandez, X. (1998). Nutritional and hormonal regulation of energy metabolism in skeletal muscles of meat-producing animals. *Livestock Production Science*, 56, 115-143.
- Hocquette, J.F., Jurie, C., Bonnet, M., & Pethick, D.W. (2005). Bovine intramuscular adipose tissue has a higher potential for fatty acid synthesis from glucose than subcutaneous adipose tissue. In

- Proceedings of the 56th annual meeting of the European Association for Animal Production* (p. 248), 5-8 June 2005, Uppsala, Sweden.
- Hood, D.E. (1980). Factors affecting the rate of metmyoglobin accumulation in pre-packaged beef. *Meat Science*, 4, 247-265.
- Istasse, L., MacLeod, N.A., Goodall, E.D., & Orskov, E.R. (1987). Effects on plasma insulin of intermittent infusions of propionic acid, glucose or casein into the alimentary tract of non-lactating cows maintained on a liquid diet. *British Journal of Nutrition*, 58, 139-148.
- Itoh, M., Johnson, C.B., Cosgrove, G.P., Muir, P.D., & Purchas, R.W. (1999). Intramuscular fatty acid composition of neutral and polar lipids for heavy-weight Angus and Simmental steers finished on pasture or grain. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 79, 821-827.
- Laborde, F.L., Mandell, I.B., Tosh, J.J., Wilton, J.W., & Buchanan-Smith, J.G. (2001). Breed effects on growth performance, carcass characteristics, fatty acid composition, and palatability attributes in finishing steers. *Journal of Animal Science*, 79, 355-365.
- Ledward, D.A. (1992). Colour of raw and cooked meat. In D.A. Ledward, D.E. Johnston & M.K. Knight, *The Chemistry of Muscle-Based Food* (pp. 128-144). Cambridge: Royal Society of Chemistry.
- Listrat, A., Rakadjiyski, N., Jurie, C., Picard, B., Touraille, C., & Geay, Y. (1999). Effect of the type of diet on muscle characteristics and meat palatability of growing Salers bulls. *Meat Science*, 53, 115-124.
- Lopez-Bote, C.J., Daza, A., Soares, M., & Berges, E. (2001). Dose-response effect of dietary vitamin E concentration on meat quality characteristics in light-weight lambs. *Animal Science*, 73, 451-457.
- Mancini, R.A., & Hunt, M.C. (2005). Current research in meat color. *Meat Science*, 71, 100-121.
- Mancini, R.A., Kim, Y.H., Hunt, M.C., & Lawrence, T.E. (2004). How does lactate enhancement improve beef color stability? In *Proceedings 50th international congress of meat science and technology*, 8-13 August 2004, Helsinki, Finland.

- Mandell, I.B., Buchanan-Smith, J.G., & Campbell, C.P. (1998). Effects of forage vs grain feeding on carcass characteristics, fatty acid composition, and beef quality in Limousin-cross steers when time on feed is controlled. *Journal of Animal Science*, 76, 2619-2630.
- Martin, S., & Torreele, G. (1962). L'appréciation de la qualité des carcasses bovines par la découpe du segment tricostal 7, 8, 9. *Annales de Zootechnie*, 11, 217-224.
- McKenna, D.R., Mies, P.D., Baird, B.E., Pfeiffer, K.D., Ellebracht, J.W., & Savell, J.W. (2005). Biochemical and physical factors affecting discoloration characteristics of 19 bovine muscles. *Meat Science*, 70, 665-682.
- Monsón, F., Sanudo, C., & Sierra, I. (2004). Influence of cattle breed and ageing time on textural meat quality. *Meat Science*, 68, 595-602.
- Offer, G. (1991). Modelling of the formation of pale, soft and exudative meat: effects of chilling regime and rate and extent of glycolysis. *Meat Science*, 30, 157-184.
- Okeudo, N.J., & Moss, B.W. (2005). Interrelationships amongst carcass and meat quality characteristics of sheep. *Meat Science*, 69, 1-8.
- Ortigue-Marty, I., Hocquette, J.F., Bertrand, G., Martineau C., Vermorel, M., & Toullec, R. (2003). The incorporation of solubilized wheat proteins in milk replacers for veal calves: effects on growth performance and muscle oxidative capacity. *Reproduction Nutrition Development*, 43, 57-76.
- Patterson, D.C., Steen, R.W.J., Moore, C.A., & Moss, B.W. (2000). Effects of the ratio of silage to concentrates in the diet on the performance and carcass composition of continental bulls. *Animal Science*, 70, 171-179.
- Pethick, D. W., Harper, G.S., & Oddy, V.H. (2004). Growth development and nutritional manipulation of marbling in cattle: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 44, 705-715.
- Piot, C., Veerkamp, J.H., Bauchart, D., & Hocquette, J.F. (1998). Contribution of mitochondria and peroxisomes to palmitate oxidation in rat and bovine tissues. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 121, 185-194.

- Purchas, R.W., Yan, X., & Hartley, D.G. (1999). The influence of a period of ageing on the relationship between ultimate pH and shear values of beef *m. Longissimus thoracis*. *Meat Science*, 51, 135-141.
- Purslow, P.P. (2005). Intramuscular connective tissue and its role in meat quality. *Meat Science*, 70, 435-447.
- Raes, K., De Smet, S., & Demeyer, D. (2001). Effect of double-muscling in Belgian Blue young bulls on the intramuscular fatty acid composition with emphasis on conjugated linoleic acid and polyunsaturated fatty acids. *Animal Science*, 73, 253-260.
- Raes, K., Balcaen, A., Dirinck, P., De Winne, A., Claeys, E., Demeyer, D., & De Smet, S. (2003). Meat quality, fatty acid composition and flavour analysis in Belgian retail beef. *Meat Science*, 65, 1237-1246.
- Sauvant, D., Perez, J.-M., & Tran, G. (2004). *Tables de composition et de valeur nutritive des matières premières destinées aux animaux d'élevage, 2e édition*. Paris: INRA Editions.
- Seal, C.J., & Parker, D.S. (2000). Influence of gastrointestinal metabolism on substrate supply to the liver. In P.B. Cronjé, *Ruminant Physiology : Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction* (pp. 131-148), Wallingford: CAB International.
- Service Public Fédéral Economie, P.M.E., Classes Moyennes et Energie (2005). *Agriculture. Statistiques Agricoles*. Bruxelles: Direction Générale Statistique et Information Economique.
- Simopoulos, A.P. (2002). The importance of the ratio of omega-6/omega-3 essential fatty acids. *Biomedicine and Pharmacotherapy*, 56, 365-379.
- Smith, S. B., & Crouse, J. D. (1984). Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. *Journal of Nutrition*, 114, 792-800.
- Statistical Analysis Systems Institute (2000). *SAS/STAT User's Guide, Version 8*. Cary: SAS Institute Inc.

- Sukhija, P.S., & Palmquist, D.L. (1988). Rapid method for determination of total fatty acid content and composition of feedstuffs and feces. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 36, 1202-1206.
- Upritchard, J.E., Zeelenberg, M.J., Huizinga, H., Verschuren, P.M., & Trautwein, E.A. (2005). Modern fat technology: what is the potential for heart health? *Proceedings of the Nutrition Society*, 64, 379-386.
- Uytterhaegen, L., Claeys, E., Demeyer, D., Lippens, M., Fiems, L.O., Boucqué, C.Y., Van de Voorde, G., & Bastiaens, A. (1994). Effects of double-muscling on carcass quality, beef tenderness and myofibrillar protein degradation in Belgian Blue White bulls. *Meat Science*, 38, 255-267.
- Van Eenaeme, C., Istasse, L., Gabriel, A., Clinquart, A., Maghuin-Rogister, G., & Bienfait, J.-M. (1990). Effect of dietary carbohydrate composition on rumen fermentation, plasma hormones and metabolites in growing-fattening bulls. *Animal Production*, 50, 409-416.

Table 1
Composition and characteristics of the diets

	Diet	
	Sugar-beet pulp	Cereals
Ingredients (g/kg)		
Sugar-beet pulp	500	183
Rolled barley	95	250
Crushed maize	95	250
Spelt	100	100
Soya-bean meal	85	80
Linseed meal	85	80
Molasses	30	30
Mineral mixture	10	10
Calcium carbonate	-	5
Sodium bicarbonate	-	12
Chemical composition (g/kg dry matter)		
Crude protein	161	159
Ether extract	22	29
Acid detergent fibre	146	92
Starch	142	317
Ca	8.9	7.4
P	3.7	4.4

Table 2

Chemical composition and fatty acid content in the *Longissimus thoracis* from young Belgian Blue (BB), Limousin (LIM) and Aberdeen Angus (AA) bulls

	Breed			P	SEM
	BB	LIM	AA		
Dry matter (%)	24.19 ^a	25.12 ^b	25.71 ^b	*	0.35
Protein (g/100 g meat)	21.72	21.48	20.98	NS	0.27
Fat (g/100 g meat)	0.65 ^a	1.64 ^b	2.40 ^c	***	0.13
Fatty acids (mg/100 g muscle)					
SFA	244.08 ^a	689.40 ^b	1019.68 ^c	***	60.16
MUFA	173.63 ^a	626.86 ^b	982.23 ^c	***	55.80
PUFA	181.48 ^a	191.58 ^{ab}	203.50 ^b	*	5.75
n-6	156.56	160.16	161.57	NS	4.56
n-3	24.91 ^a	31.42 ^b	41.93 ^c	***	1.43
C18:2 n-6	116.34	121.66	126.82	NS	4.00
C20:2 n-6	0.99 ^a	2.28 ^b	2.75 ^c	***	0.19
C20:3 n-6	7.77	7.18	6.76	+	0.28
C20:4 n-6	28.45 ^a	25.66 ^b	22.17 ^c	***	0.88
C22:4 n-6	3.02	3.39	3.07	NS	0.16
C18:3 n-3	9.93 ^a	15.76 ^b	22.00 ^c	***	0.99
C20:5 n-3	4.42 ^a	4.84 ^a	7.21 ^b	***	0.24
C22:5 n-3	9.81	9.69	11.03	NS	0.46
C22:6 n-3	0.76	1.12	1.69	NS	0.30
Ratio					
PUFA/SFA	0.80 ^a	0.29 ^b	0.21 ^c	***	0.04
n-6/n-3	6.40 ^a	5.15 ^b	3.89 ^c	***	0.16
C18:2 n-6/C18:3 n-3	12.09 ^a	7.91 ^b	5.94 ^c	***	0.35

^{a, b, c}: means within a line with no superscripts or a common superscript letter do not differ significantly (P<0.05); NS: non significant, +: P<0.1, *: P<0.05, ***: P<0.001; SFA: saturated fatty acids; MUFA: monounsaturated fatty acids; PUFA: polyunsaturated fatty acids.

Table 3

Quality traits of *Longissimus thoracis* muscle in young finishing bulls from Belgian Blue (BB), Limousin (LIM) and Aberdeen Angus (AA) breeds

	Breed			P	SEM
	BB	LIM	AA		
pH 48 h <i>post mortem</i>	5.52	5.47	5.48	NS	0.02
Day 2					
L*	41.9 ^a	39.7 ^b	37.4 ^c	***	0.70
a*	15.0 ^a	16.8 ^b	17.6 ^b	***	0.41
WBPSF (N)	48.0	52.2	45.6	NS	3.47
Day 8					
L*	44.2 ^a	41.8 ^b	39.1 ^c	***	0.77
a*	17.7 ^a	16.8 ^{ab}	15.5 ^b	*	0.57
WBPSF (N)	29.4	34.2	31.7	NS	1.67
Drip (%)	3.4 ^a	2.7 ^b	2.0 ^c	***	0.22
Cooking loss (%)	29.3 ^a	30.8 ^a	33.1 ^b	***	0.63
Changes between day 8 and day 2					
L*	2.2	2.0	1.7	NS	0.34
a*	2.7 ^a	0.1 ^b	-2.1 ^c	***	0.55
WBPSF (N)	-18.6	-18.0	-13.8	NS	3.08

^{a, b, c}: means within a line with no superscripts or a common superscript letter do not differ significantly (P<0.05); NS: non significant, *: P<0.05, ***: P<0.001; WBPSF: Warner-Bratzler peak shear force.

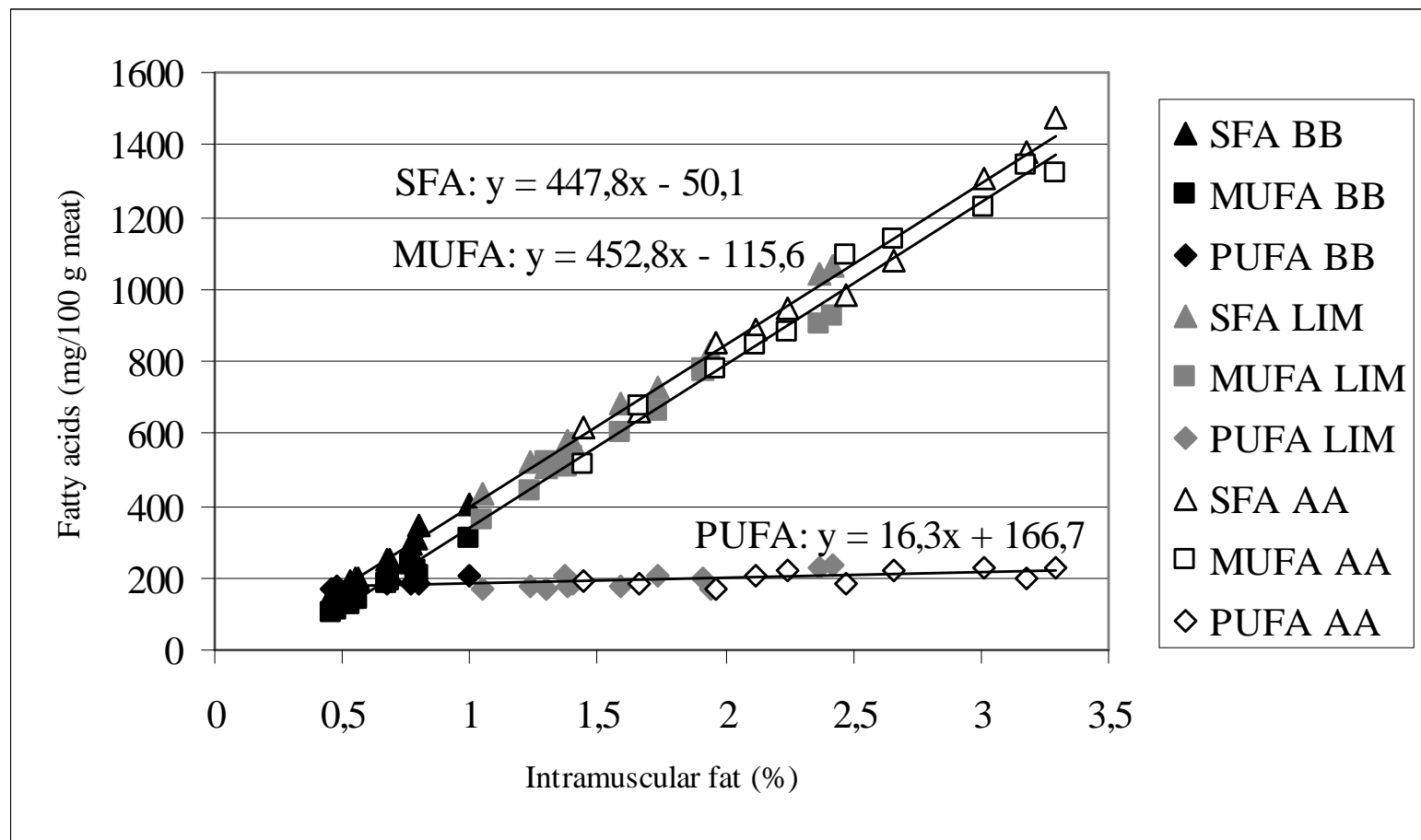
Table 4

Metabolic characteristics of *Longissimus thoracis* muscle in young finishing bulls from Belgian Blue (BB), Limousin (LIM) and Aberdeen Angus (AA) breeds

Enzyme activities	Breed			P	SEM
	BB	LIM	AA		
LDH	919.25 ^a	883.25 ^a	723.00 ^b	***	28.12
PFK	30.51	30.23	26.19	NS	1.88
CS	3.64 ^a	5.14 ^b	5.34 ^b	***	0.23
COX	3.98 ^a	6.43 ^b	8.54 ^c	***	0.40

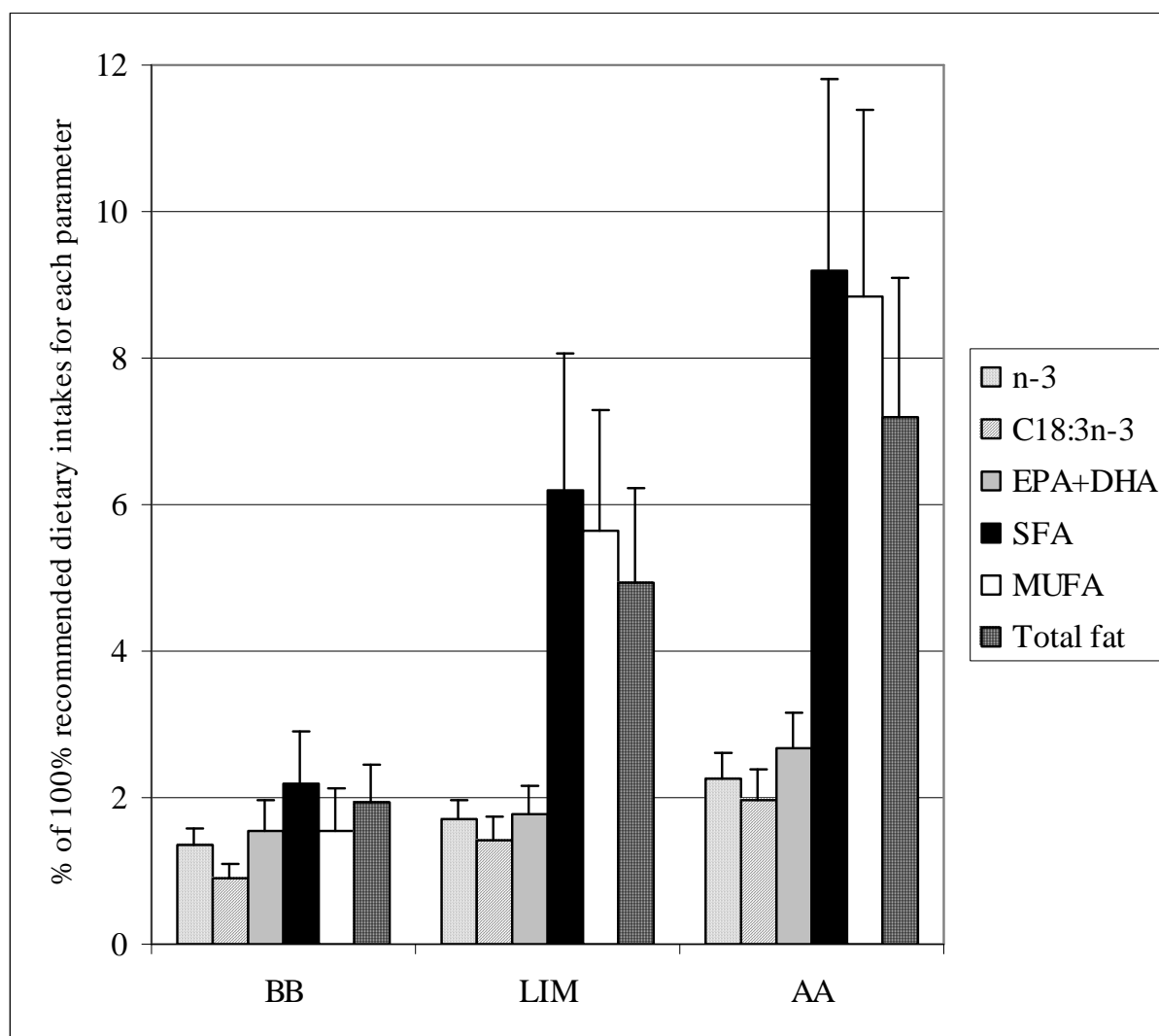
^{a, b, c}: means within a line with no superscripts or a common superscript letter do not differ significantly ($P < 0.05$); NS: non significant, ***: $P < 0.001$; LDH: lactate dehydrogenase, PFK: phosphofructokinase, CS: citrate synthase, COX: cytochrome-*c* oxidase; one unit of enzyme is defined as the amount which, under assay conditions, catalyses the disappearance or the appearance of 1 μmol of substrate, cofactor or product per min and per g wet tissue.

Fig. 1. Relationship⁽¹⁾ between the intramuscular fat content and the saturated fatty acid (SFA), monounsaturated fatty acid (MUFA) and polyunsaturated fatty acid (PUFA) contents in the meat from Belgian Blue (BB), Limousin (LIM) and Aberdeen Angus (AA) bulls.



⁽¹⁾ The slope coefficients were not significantly different between breeds within fatty acids sub-groups.

Fig. 2. Influence of breed on the contribution of a 200 g piece of uncooked *Longissimus thoracis* to the recommended dietary intake of different fatty acids and total fat in a 2000 kcal human diet. For each parameter, the data are expressed as a percentage of the recommended values⁽¹⁾. The bars represent the standard deviations of the means.



⁽¹⁾ 100% on the figure means: a) for n-3 fatty acids: 1.3-2% of energy intake (En); b) for C18:3 n-3: 1% En; c) for EPA + DHA: 0.3% En; d) for MUFA: 10% En; e) for SFA: 10% En; for total fat: 30% En. EPA: eicosapentaenoic acid, DHA: docosahexaenoic acid, MUFA: monounsaturated fatty acid, SFA: saturated fatty acid; BB: Belgian Blue, LIM: Limousin, AA: Aberdeen Angus.

III. Influence of breed, diet and muscle on the fatty acid content in meat from young finished bulls

C. Cuvelier, O. Dotreppe, J.F. Cabaraux, I. Dufrasne, L. Istasse, J.L. Hornick

In : Hocquette J.F., Gigli S. (Eds.), Indicators of milk and beef quality. EAAP Publication 112. Wageningen Academic Publishers : Wageningen, 2005, 409-418.

Summary

α -Linolenic acid, C18:3n-3, is an essential fatty acid present in animal products such as meat or milk. Beef meat could be thus considered as a source of C18:3n-3 for the consumer. The aim of the present work was to compare the C18:3n-3 content in different beef meat samples. Three groups of young growing fattening bulls (6 Belgian Blue double-musled (BB), 6 Limousin (LIM) and 6 Aberdeen Angus (AA)) were offered a concentrate diet based either on barley or on sugar beet pulp. At slaughter, samples from the *Longissimus thoracis* (LT), the *Rectus abdominis* (RA) and the *Semitendinosus* (ST) were obtained for fatty acid analysis.

The fat content of meat was significantly affected by breed (2.19, 4.50 and 6.00 % DM for BB, LIM and AA respectively; $P < 0.001$) and by muscle location (6.19, 4.10 and 2.40 % DM for LT, RA and ST respectively; $P < 0.001$). The C18:3n-3 content in the fresh meat followed the similar ranking in terms of breed (9.14; 12.14 and 16.00 mg/100 g; $P < 0.001$) and in terms of muscle location (16.36, 10.50 and 10.42 mg/100 g; $P < 0.001$). There were no significant dietary effects on either fat or C18:3n-3 contents, $P < 0.123$ and 0.096). It is concluded that due to changes in fat content, both breed and muscle location influence the C18:3n-3 content of bovine muscle.

Introduction

Nowadays, consumers attach an increasingly large importance to the sensory and nutritional qualities of beef meat. Until now, beef cattle have been selected essentially on their conformation and growth

potential. But meat from Belgian Blue (BB) is yet known to be tender (Clinquart et al., 1998). Moreover, its dietetic reputation is good owing to a low fat content with a high proportion of polyunsaturated fatty acids (PUFA). Thus, meat from BB satisfies current european nutritional advice which is to reduce the ingestion of fats, especially the intake of saturated fatty acids (SFA), and to increase the intake of PUFA. But the low intramuscular fat content in the BB proves to be a disadvantage in terms of flavour.

Modifying rumen fermentation patterns by mean of starch, fiber or fat provision in diet can change the fatty acid composition of the tissues in cattle. Diet can also influence the deposition of intramuscular fats. Cereal-rich diets are known to increase the production of propionic acid in the rumen, while sugar beet pulp-based diets lead to a strong production of acetic acid (Van Eenaeme et al., 1990). Propionic acid is a powerful stimulus for insulin production in ruminants while acetic acid is not (Bhattacharya & Alulu, 1975; Istasse et al., 1987). Futhermore, it has been shown that glucose provides 50-75 % of the acetyl units to fatty acids in the intramuscular fat while acetic acid provides only 10-25 % (Smith & Crouse, 1984). Therefore, cereal finishing diets might be used to support the deposition of intramuscular fats.

α -Linolenic acid is the trivial name given to a PUFA with 18 carbon atoms and 3 double bonds with *cis* configuration. It is an essential fatty acid which plays an important role in structural membrane lipids, particulary in the nerve tissue and in the retina. α -Linolenic acid is a precursor of eicosanoids. The elongation and desaturation products of α -linolenic acid are eicosapentaenoic acid (C20:5n-3) and docosahexaenoic acid (C22:6n-3). Growing evidence suggests that the n-3 PUFA have many beneficial effects for health (Simopoulos, 2002). Current nutritional advice is to increase the intake of PUFA. In addition, the intake of the fatty acids of the n-6 series should be decreased while the intake of the PUFA of the n-3 series should be increased. Indeed, the current western diet is very high in n-6 fatty acids, the n-6:n-3 PUFA value being now 15-16.7:1, while it was 1-4:1 150 years ago (Simopoulos, 2002). This ratio is of metabolic interest as the fatty acids of the both series enter in competition for the enzymes which carry out their elongation and desaturation to form eicosanoids. The eicosanoids from the n-6 series are biologically active in very small quantities and if they are produced in large amounts, they lead to a prothrombotic, proaggregatory and proconstrictive state, they contribute to the occurrence of allergic and inflammatory disorders and they increase the proliferation of cells. Moreover, eicosanoids derived from the n-6 series of fatty acids are found in increased amounts in many chronic states, such diabetes, obesity, asthma, cancer, autoimmune diseases, depression, cardiovascular diseases and rheumatoid arthritis (Simopoulos, 1999, 2002). On the other hand, eicosanoids from the n-3 series are less pro-inflammatory than the eicosanoids from the n-6 series and have opposite properties (Lee et al., 1985).

Finally, PUFA content in beef meat is expected to be influenced by several factors such as breed, type of muscle and diet. The aim of this study was thus to assess the influence of these factors on the fatty acids content in beef meat, and more specifically on the α -linolenic acid content.

Materials and methods

Animals and management

A total of 36 young bulls from 3 different breeds were used in this experiment: 12 BB chosen on their double-muscling phenotype, 12 Limousin (LIM) and 12 Aberdeen Angus (AA). The animals were fattened at the experimental station of the University of Liège. At 14-15 months of age, the 12 animals of each breed were randomly allocated to 2 groups of 6 animals. The first group received a concentrate diet based on cereals (diet 1) and the second group a concentrate diet based on sugar beet pulp (diet 2). The composition and characteristics of the diets are given in Table 1.

Bulls were slaughtered at 18-20 months of age. Within 30 minutes after slaughter, samples of 3 muscle types were taken: *Rectus abdominis* (RA), *Longissimus thoracis* (LT) and *Semitendinosus* (ST). Samples were immediately frozen in liquid nitrogen and stored until fatty acids analysis.

The Animal care and Use Council of our institute approved the use and treatment of animals in this study.

Measurements

The chemical composition (organic matter and crude protein) of meat was assessed on freeze-dried samples of the muscles according to official procedures (Association of Official Analytical Chemists, 1975). Intramuscular fat content was calculated from the individual fatty acid contents.

The determination of the fatty acid profile in meat samples was performed using gas chromatography (GC) after extraction and trans-esterification of fatty acids according to the method of Sukhija & Palmquist (1988) adapted to freeze-dried meat.

A combined one-step extraction and esterification method was carried on using a mixture of solvents containing methanol, benzene and acetyl chloride, to produce the different fatty acid methyl esters. The internal standard was margaric acid (C17:0). A 1 μ l aliquot was injected into a Chrompack CP 9001 chromatograph (Middelburg, The Netherlands) fitted with a CP-9010 automatic liquid sampler,

a split-splitless injector and a 901A flame ionization detector (Chrompack, Middelburg, The Netherlands).

The GC system was fitted with an Omegawax 320 fused silica capillary column (30 m x 0.32 mm i.d.) with a stationary polyethylene glycol phase (Supelco, Bellefonte, United States of America) coated with a 0.25 µm film thickness. Hydrogen was used as carrier gas at a pressure on the top of the column of 50 kPa.

The column temperature was programmed from 120 to 240 °C at a rate of 5 °C/min. The temperatures of the injection port and detector were 250 °C and 260 °C, respectively. The injection was performed in the split mode with a split ratio of 1:25.

The software Alltech Allchrom Plus Chromatography Data System Version 1.4.2.1. (Alltech Associates Inc., Lokeren, Belgium) was used for data processing. Fatty acids were identified by comparison of their retention times with that of the corresponding standard mix.

Statistical analysis and mathematical modeling

The data were analysed using the general linear models (GLM) procedure of Statistical Analysis Systems with the fixed effects of diet, breed, muscle, animal nested within diet and breed and the interactions diet/breed and breed/muscle (SAS Institute Inc., 1989). Diet and breed effects were tested against animal within diet and breed. Muscle effect was tested using the residual error of the model. Results are presented as least-square means with standard error of the means.

Results and discussion

The fat content of the meat and the fatty acid composition expressed as g/100 g of fatty acids are given in Table 2. The fatty acid content expressed as mg/100 g of fresh meat is provided in Table 3.

There were no significant effects of diet on the parameters measured except for the C18:2n-6 and the n-6 content and for the n-6/n-3 ratio (Table 3). Sugar beet pulp, barley and maize are commonly used in growing fattening diets. The 3 ingredients were used in each diet of the present experiment but at different inclusion rates. In diet 1, the cereal based diet, there were rather high and equal proportions of barley and maize (250g/kg) for starch provision. Starch from maize is degraded in the rumen to a lesser extent than that of barley (Mayombo et al., 1997). Barley will therefore induce the production of more propionic acid while more glucose will be absorbed from maize in the small intestine. By

contrast, diet 2 with 50% sugar beet pulp is a source of a highly degradable fibre that induces the production of acetic acid (Van Eenaele et al., 1990). It was hypothesized that the fat content in the muscle of the bulls offered the cereal based diet would be higher owing to a larger glucose provision for acetyl supply. The lack of effect on the fat content could be due to insufficient differences between the relative proportions of the cereals and the sugar beet pulp. The addition of bicarbonate in the cereal based diet may also have changed the fermentation pattern in the rumen. However, the cereal based diet induced the deposition of more C18:2n-6 than the pulp based diet. This was probably due to maize in which fat content is about 5% in where C18:2n-6 represents about 50% of fatty acids. Similar cereal effects were reported by Enser et al. (1998) on fat depots from young steers.

There was a significant breed effect on the fat content of the muscle (Table 2). The present results clearly indicated that BB provided a very lean meat. Similar findings were previously reported by Dufrasne et al. (2001) in a comparison between BB, Charolais and LIM on a sugar beet pulp based concentrate diet, the fattest meat being produced by the Charolais bulls. Raes et al. (2003) also found lower total fatty acid content in retail beef from BB and LIM compared to Irish and AA.

Although not reported in the present paper, the carcass composition was assessed by dissection of a ribset. Total intramuscular fat content increased with increases in carcass adipose tissue. These results were consistent with those reported by Demeyer & Doreau (1999) in a review paper in which total fatty acids concentrations in the LT increased with increasing carcass fat content. There was also a significant location effect on the fat content, the highest values being observed in the LT and the lowest in the ST (Table 2). Differences in fat and/or total fatty acids contents between muscles were also reported in BB cows by Webb et al. (1998) and in BB bulls by Raes et al. (2004).

The intramuscular PUFA content expressed as g/100 g fatty acids was significantly higher in the BB than in the AA group ($P < 0.001$) with intermediate values for the LIM bulls. The ranking was opposite for the sum of SFA and monounsaturated fatty acids (MUFA) (Table 2). When expressed in mg/100 g of meat (Table 3), there were no differences in the PUFA content. By contrast, the intramuscular SFA + MUFA content was significantly larger in the AA meat than in the two other breeds and in the LIM as compared to the BB. When the concentrations of PUFA and of SFA + MUFA, expressed in g/100 g fatty acids, were compared between muscle locations, there were also significant differences ($P < 0.001$), the LT muscle being characterised by the lowest PUFA content and the highest SFA + MUFA content. When expressed in mg/100 g of fresh meat, the PUFA content varied to a very small extent while the differences between muscles were much larger for the SFA + MUFA. The fatty acid content – PUFA and SFA + MUFA – expressed in mg/100 g fresh meat were plotted against the fat content in Figure 1a for the ST, in Figure 1b for RA and in Figure 1c for LT. The PUFA content did

not change to any extent in the three muscles. By contrast, the SFA + MUFA content increased steadily with the increase in fat content.

Intramuscular lipids are present in 3 different locations. First, triacylglycerols are located in intramuscular adipocytes, associated with the epi- and endomysium, to determine the marbling of the meat. Triacylglycerols can also be present in muscles fibers, as intracellular lipid droplets. Finally, intramuscular lipids are located in the phospholipid membranes of the muscles fibers. PUFA are mostly present in the phospholipids of the cell membranes, while SFA are found in the triacylglycerol of the adipocytes and intracellular lipid droplets. Increasing intramuscular fat content is then not correlated with an increase in the intramuscular PUFA content. These results show that the increase of the intramuscular total fat content is limited to the triacylglycerols fraction. From a nutritional point of view, the PUFA intake by the consumer is similar whatever the meat origin, but much higher amounts of SFA and MUFA are provided with the AA meat. This is also clearly illustrated in Figure 1 in which the PUFA present as phospholipids in the membranes are diluted by SFA + MUFA when the fat content in the muscle is increased.

The C18:3n-3 content was significantly affected by breed and muscle locations (Tables 2 and 3). In fresh meat, the C18:3n-3 content was the highest in the fattest breed (AA) and in the fattest muscle (LT). Similar effects were observed between breeds for the other n-3 fatty acids (C20:5n-3, C22:5n-3, C22:6n-3) but were opposite between muscle location. Within the n-6 fatty acid group, the C18:2n-6 and C20:4n-6 were the predominant fatty acids. Since the PUFA content between the breeds was not affected by the fat content (Figure 1), the increase in total n-3 fatty acids was compensated by a corresponding decrease in n-6 fatty acids. One has to note that the change appeared smaller in n-6 fatty acids (15 mg on an average of 146 mg) than in n-3 fatty acids (10 mg on an average of 32 mg) (Table 3). On the whole, the present results were in line with the data reported by Raes et al. (2003) in a comparison between retail meats from 4 breeds and 2 muscles.

The n-6:n-3 PUFA ratio was the highest with the leanest breed. By contrast, a larger ratio was observed for the fattest muscle (Table 2). However, the value for RA was not in line due to the proportionally low n-3 content as previously indicated.

Conclusions

It could be concluded from the present results that factors such as breed and muscle location affect the fatty acid concentration of intramuscular fat by their effects on the fat content of the muscle. Although

the n-6:n-3 ratio was higher in the BB than LIM and AA, this breed must be considered as providing the lowest SFA + MUFA levels on the bases of 100 g fresh meat intake.

References

- Association of Official Analytical Chemists, 1975. Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists, 12th Edition. H. Horwitz (editor), Washington, United States of America, 1094pp.
- Bhattacharya, A.N. & M. Alulu, 1975. Appetite and insulin-metabolite harmony in portal blood or sheep fed high or low roughage diet with or without intraruminal infusion of VFA. *J. Anim. Sci.* 41: 225-233.
- Clinquart, A., J.L. Hornick, C. Van Eenaeme & L. Istasse, 1998. Influence du caractère culard sur la production et la qualité de la viande des bovins Blanc Bleu Belge. *INRA Prod. Anim.* 11: 285-297.
- Demeyer, D. & M. Doreau, 1999. Targets and procedures for altering ruminant meat and milk lipids. *Proc. Nutr. Soc.* 58: 593-607.
- Dufresne, I., J.F. Cabaraux, V. de Behr, J.L. Hornick, A. Clinquart & L. Istasse, 2001. Performances zootechniques et la qualité de la viande de taurillons Blanc Bleu Belge, Limousin et Charolais. *Renc. Rech. Ruminants*, 8: 109.
- Enser, M., K.G. Hallett, B. Hewett, G.A.J. Fursey, J.D. Wood & G. Harrington, 1998. Fatty acid content and composition of UK Beef and Lamb muscle in relation to production system and implications for human nutrition. *Meat Sci.* 49: 329-341.
- Istasse, L., N.A. Macleod, E.D. Goodall & E.R. Orskow, 1987. Effects on plasma insulin of intermittent infusions of propionic acid, glucose or casein into the alimentary tract of non lactating cows maintained on a liquid diet. *Brit. J. Nutr.* 58: 139-148.
- Lee, T.H., R.L. Hoover, J.D. Williams, R.I. Sperling, J. Ravalese, B.W. Spur, D.R. Robinson, E.J. Corey, R.A. Lewis & K.F. Austen, 1985. Effect of dietary enrichment with eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids on in vitro neutrophil and monocyte leukotriene generation and neutrophil function. *New Engl. J. Med.* 312: 1217-1224.

- Mayombo, A.P., I. Dufrasne, P. Baldwin, A. Clinquart & L. Istasse, 1997. Influence de l'incorporation de mélasse à l'ensilage de maïs sur l'ingestion, la digestibilité apparente, les fermentations dans le rumen et les performances zootechniques chez le taurillon à l'engraissement. *Ann. Med. Vet.* 141: 231-238.
- Raes, K., A. Balcaen, P. Dirinck, A. De Winne, E. Claeys, D. Demeyer & S. De Smet, 2003. Meat quality, fatty acid composition and flavour analysis in Belgian retail beef. *Meat Sci.* 65: 1237-1246.
- Raes, K., L. Haak, A. Balcaen, E. Claeys, D. Demeyer, S. De Smet, 2004. Effect of linseed feeding at similar linoleic acid levels on the fatty acid composition of double-muscled Belgian Blue young bulls. *Meat Sci.* 66: 307-315.
- SAS Institute Inc., 1989. SAS/STAT user's guide, Version 6, 4th Ed., Volume 1. SAS Institute Inc., Cary, United States of America, 943 pp.
- Simopoulos, A.P., 1999. Essential fatty acids in health and chronic disease. *Am. J. Clin. Nutr.* 70: 560S-569S.
- Simopoulos, A.P., 2002. The importance of the ratio of omega-6/omega-3 essential fatty acids. *Biomed. Pharmacother.* 56: 365-379.
- Smith, S.B. & J.D. Crouse, 1984. Relative contributions of acetate, lactate and glucose to lipogenesis in bovine intramuscular and subcutaneous adipose tissue. *J. Nutr.* 114: 792-800.
- Sukhija, P.S. & D.L. Palmquist, 1988. Rapid method for determination of total fatty acid content and composition of feedstuffs and feces. *J. Agric. Food Chem.* 36: 1202-1206.
- Van Eenaeme, C., L. Istasse, A. Gabriel, A. Clinquart, G. Maghuin-Rogister, J.-M. Bienfait, 1990. Effects of dietary carbohydrate composition on rumen fermentation, plasma hormones and metabolites in growing-fattening bulls. *Anim. Prod.* 50: 409-416.
- Webb, E.C., S. De Smet, C. Van Nevel, B. Martens, D.I. Demeyer, 1998. Effect of anatomical location on the composition of fatty acids in double-muscled Belgian Blue cows. *Meat Sci.* 50: 45-53.

Table 1. Composition and characteristics of the diets.

	Cereal-rich diet	Pulp-based diet
Ingredients, %		
Spelt	10	10
Rolled barley	25	9.5
Crushed maize	25	9.5
Sugar beet pulp	18.3	50
Soy bean meal	8	8.5
Linseed meal	8	8.5
Molasses	3	3
Mineral mixture (16/5)	1	1
Chalk	0.5	
Bicarbonate	1.2	
Chemical composition, g/kg DM		
Crude protein	159	161
Ether extract	29	22
Acid detergent fibre	92	146
Ca	7.4	8.9
P	4.4	3.7
Na	4.9	1.4
Mg	2.0	2.3

Table 2: Dry matter (DM %), fat (% DM) and fatty acid content (g/100 g fatty acids) of muscle as influenced by the diet, the breed (B) and the muscle location (M).

	Diet		Breed			Muscle			BB			LIM			AA			Level of significance				
	Pulp	Barley	BB	LIM	AA	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	Diet	B	M	B*M	SEM
% DM	24.37	24.26	23.86a	24.34ab	24.77b	25.08a	23.59b	24.29c	24.19	23.23	24.15	25.12	23.62	24.28	25.95	23.92	24.44	NS	**	***	NS	0.11
% Fat	4.48	3.98	2.19a	4.50b	6.00c	6.19a	4.10b	2.40c	2.69	2.15	1.74	6.51	4.41	2.58	9.37	5.75	2.89	NS	***	***	***	0.25
C14:0	1.46	1.43	0.80a	1.64b	1.90c	1.70a	1.69a	0.95b	1.09	0.91	0.40	1.88	1.86	1.17	2.14	2.29	1.27	NS	***	***	NS	0.07
C14:1	0.50	0.49	0.33a	0.52b	0.63c	0.25a	0.69b	0.54c	0.08	0.51	0.39	0.30	0.70	0.56	0.38	0.86	0.66	NS	***	***	NS	0.03
C16:0	21.99	21.42	18.07a	22.83b	24.21b	21.97a	22.72a	20.42b	18.25	18.12	17.84	23.28	24.09	21.12	24.37	25.96	22.31	NS	***	***	NS	0.35
C16:1	1.92	1.92	1.09a	2.29b	2.38b	2.02a	2.08a	1.66b	1.35	1.08	0.84	2.33	2.50	2.04	2.38	2.66	2.10	NS	***	***	NS	0.08
C18:0	17.34	17.51	17.88	17.19	17.21	20.12a	17.21b	14.94c	20.55	17.98	15.10	20.03	16.74	14.80	19.77	16.92	14.93	NS	NS	***	NS	0.26
C18:1n9/7	31.34	30.30	21.81a	34.01b	36.64c	35.65a	30.20b	26.61c	26.92	20.88	17.64	38.49	33.44	30.09	41.55	36.27	32.10	NS	***	***	NS	0.82
C18:2n6	14.58	15.95	24.17a	12.34b	9.29c	11.44a	15.45b	18.90c	20.26	25.15	27.09	8.43	12.45	16.13	5.62	8.74	13.50	NS	***	***	NS	0.78
C18:3n3	1.57	1.48	2.00a	1.30b	1.29b	1.25a	1.33a	2.01b	1.69	1.68	2.63	1.06	1.16	1.67	1.00	1.14	1.73	NS	***	***	NS	0.05
C20:0	0.06	0.05	0.02a	0.06b	0.09c	0.10a	0.05b	0.01c	0.05	0.02	0.00	0.12	0.05	0.01	0.14	0.09	0.03	NS	***	***	+	0.01
C20:1n9	0.08	0.08	0.00a	0.10b	0.13c	0.13a	0.07b	0.03c	0.01	0.00	0.00	0.18	0.08	0.03	0.19	0.14	0.07	NS	***	***	***	0.01
C20:2n6	0.16	0.15	0.16	0.15	0.14	0.15	0.13	0.18	0.16	0.13	0.19	0.16	0.12	0.18	0.12	0.13	0.17	NS	NS	NS	NS	0.01
C20:3n6	1.12	1.17	1.82a	0.92b	0.69b	0.72a	1.09b	1.62c	1.36	1.81	2.29	0.51	0.86	1.38	0.30	0.59	1.19	NS	***	***	NS	0.07
C20:4n6	4.39	4.56	7.01a	3.76b	2.65c	2.56a	4.41b	6.46c	4.95	7.43	8.65	1.80	3.58	5.91	0.92	2.21	4.83	NS	***	***	NS	0.27
C20:5n3	0.90	0.94	1.17a	0.75b	0.83b	0.47a	0.61a	1.67b	0.76	0.92	1.83	0.34	0.45	1.47	0.32	0.45	1.71	NS	***	***	NS	0.06
C22:0	0.09	0.10	0.11	0.08	0.09	0.13a	0.05b	0.10a	0.17	0.07	0.11	0.12	0.04	0.09	0.11	0.05	0.11	NS	NS	**	NS	0.01
C22:4n6	0.44	0.44	0.69a	0.38b	0.26c	0.30a	0.44b	0.58c	0.53	0.70	0.84	0.23	0.40	0.50	0.13	0.23	0.42	NS	***	***	NS	0.03
C22:5n3	1.89	1.84	2.64a	1.56b	1.40b	0.95a	1.65b	3.00c	1.70	2.47	3.75	0.67	1.38	2.63	0.47	1.10	2.63	NS	***	***	NS	0.11
C22:6n3	0.17	0.19	0.24a	0.13b	0.17ab	0.10a	0.14a	0.31b	0.15	0.15	0.42	0.08	0.10	0.23	0.07	0.17	0.28	NS	*	***	NS	0.02
SFA	40.94	40.51	36.88a	41.80b	43.49b	44.02a	41.73b	36.43c	40.10	37.09	33.45	45.43	42.78	37.19	46.53	45.31	38.64	NS	***	***	NS	0.50
UFA	59.06	59.49	63.12a	58.20b	56.51b	55.98a	58.27b	63.57c	59.90	62.91	66.55	54.57	57.22	62.81	53.47	54.69	61.36	NS	***	***	NS	0.50
MUFA	33.84	32.78	23.23a	36.91b	39.79c	38.05a	33.04b	28.84c	28.36	22.46	18.86	41.30	36.73	32.72	44.50	39.93	34.93	NS	***	***	NS	0.90
PUFA	25.22	26.71	39.89a	21.29b	16.72c	17.93a	25.23b	34.74c	31.54	40.44	47.68	13.27	20.49	30.09	8.97	14.76	26.44	NS	***	***	NS	1.34
SFA+MUFA	74.78	73.29	60.11a	78.71b	83.28c	82.07a	74.77b	65.26c	68.46	59.56	52.32	86.73	79.51	69.91	91.03	85.24	73.56	NS	***	***	NS	1.34
PUFA/SFA	0.67	0.71	1.12a	0.54b	0.41b	0.43a	0.65b	0.99c	0.80	1.12	1.43	0.30	0.50	0.83	0.19	0.33	0.71	NS	***	***	NS	0.04
n-3	4.53	4.45	6.04a	3.74b	3.69b	2.77a	3.72b	6.98c	4.29	5.22	8.62	2.15	3.09	5.99	1.86	2.86	6.34	NS	***	***	NS	0.23
n-6	20.69	22.26	33.85a	17.54b	13.03c	15.16a	21.51b	27.75c	27.25	35.23	39.06	11.13	17.41	24.10	7.11	11.90	20.10	NS	***	***	NS	1.13
n-6/n-3	4.59	5.07	5.91a	4.89b	3.70c	5.12a	5.50b	3.88c	6.40	6.77	4.57	5.15	5.56	3.95	3.82	4.17	3.12	**	***	***	+	0.12

BB = Belgian Blue ; LIM = Limousin ; AA = Aberdeen Angus ; LT = *Longissimus thoracis* ; RA = *Rectus abdominis* ; ST = *Semitendinosus* ; NS = Not Significant (P>0.1); +: P<0.1; *: P<0.05;

** : P<0.01; ***: P<0.001; ^{a,b,c}: data within a row and within a group with different superscripts are significantly different (P<0.05).

Table 3: Fatty acid content (mg/100 g fresh meat) as influenced by the diet, the breed (B) and the muscle location (M).

	Diet		Breed			Muscles			BB			LIM			AA			Level of significance				
	Pulp	Barley	BB	LIM	AA	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	LT	RA	ST	Diet	B	M	B*M	SEM
C14:0	19.04	16.42	4.40a	19.65b	29.14c	27.70a	18.31b	7.17c	6.86	4.69	1.64	28.98	20.03	9.95	47.27	30.21	9.93	NS	***	***	***	1.64
C14:1	5.49	4.81	1.55a	5.55b	8.36c	4.55a	7.10b	3.82a	0.6	2.54	1.52	4.66	7.37	4.61	8.38	11.37	5.32	NS	***	***	NS	0.47
C16:0	244.51	213.92	88.69a	251.38b	347.59c	334.52a	222.48b	128.67c	111.25	85.76	69.06	356.77	245.08	152.3	541.53	336.6	164.64	NS	***	***	***	17.02
C16:1	23.34	21.06	5.50a	26.51ab	34.24b	32.15a	22.13b	12.31c	7.89	5.25	3.38	35.95	26.5	17.08	52.62	34.64	16.47	NS	***	***	+	1.91
C18:0	182.95	169.53	89.10a	186.64b	252.98	286.59a	154.47b	87.66c	124.61	84.51	58.19	299.9	161.29	98.71	435.27	217.61	106.07	NS	***	***	***	12.37
C18:1n9/7	366.07	325.04	110.96a	381.25b	544.44c	556.93a	300.10b	179.63c	165.02	98.62	69.25	583.69	332.87	227.21	922.09	468.79	242.45	NS	***	***	***	28.09
C18:2n6	102.46a	108.99b	109.83a	105.50ab	101.85b	121.15a	103.94b	92.09c	116.34	109.86	103.3	121.66	103.52	91.31	125.46	98.42	81.67	*	+	***	*	1.79
C18:3n3	13.02	11.83	9.14a	12.14b	16.00c	16.36a	10.50b	10.42b	9.93	7.46	10.02	15.76	10.5	10.16	23.38	13.54	11.07	+	***	***	***	0.51
C20:0	0.91	0.82	0.17a	0.91b	1.51c	1.74a	0.68b	0.17c	0.38	0.14	0	1.88	0.67	0.17	2.96	1.23	0.35	NS	***	***	***	0.1
C20:1n9	1.24	1.16	0.04a	1.31b	2.25c	2.28a	0.94b	0.38c	0.13	0	0	2.56	0.91	0.46	4.13	1.92	0.69	NS	***	***	***	0.14
C20:2n6	1.38	1.27	0.77a	1.46b	1.75b	1.99a	1.04b	0.94b	0.99	0.6	0.71	2.28	1.02	1.07	2.72	1.49	1.05	NS	***	***	*	0.09
C20:3n6	7.26	7.61	8.17a	7.30b	6.85b	7.26a	7.18a	7.87b	7.77	7.96	8.79	7.18	6.88	7.83	6.85	6.7	6.99	NS	*	**	NS	0.14
C20:4n6	27.7	29.06	31.37a	28.93b	24.84c	25.34a	28.46b	31.34c	28.45	32.53	33.14	25.66	28.46	32.66	21.91	24.97	28.21	NS	***	***	NS	0.51
C20:5n3	5.86	6.13	5.16a	5.57a	7.26b	5.39a	4.11b	8.47c	4.42	4.04	7.01	4.84	3.54	8.31	6.91	4.74	10.14	NS	***	***	*	0.23
C22:0	0.88	0.92	0.58a	0.89ab	1.23b	1.69a	0.45a	0.56b	0.98	0.32	0.44	1.59	0.43	0.6	2.45	0.61	0.63	NS	**	***	+	0.09
C22:4n6	2.99	2.94	3.08	3.14	2.68	3.15a	2.96b	2.78b	3.02	3.02	3.19	3.39	3.28	2.75	3.04	2.58	2.42	NS	NS	***	NS	0.07
C22:5n3	12.27	11.92	11.59a	11.83a	12.88b	10.10a	11.35b	14.84c	9.81	10.73	14.23	9.69	11.14	14.66	10.8	12.19	15.64	NS	*	***	NS	0.24
C22:6n3	1.12	1.21	1.00a	1.06a	1.44b	1.18a	0.81b	1.51c	0.76	0.66	1.58	1.12	0.73	1.33	1.65	1	1.63	NS	*	***	NS	0.07
Total	1018.31	934.52	481.11a	1051.08b	1397.07c	1441.58a	897.01b	590.66c	599.18	458.69	385.45	1507.84	964.23	681.17	2217.73	1268.1	705.37	NS	***	***	***	61.88
SFA	448.34	401.62	182.95a	459.54b	632.45c	654.32a	396.39b	224.23c	244.08	175.43	129.33	689.4	427.5	261.74	1029.48	586.26	281.62	NS	***	***	**	30.81
UFA	569.96	532.91	298.16a	591.53b	764.61c	787.26a	500.61b	366.43c	355.1	283.27	256.11	818.44	536.73	419.43	1188.25	681.84	423.76	NS	***	***	***	31.24
MUFA	396.14	352.07	118.07a	414.62b	589.62c	595.9a	330.26b	196.15c	173.63	106.41	74.16	626.86	367.65	249.36	987.22	516.72	264.93	NS	***	***	***	30.4
PUFA	173.83	180.84	180.1	176.91	174.99	191.36a	170.35b	170.29b	181.48	176.85	181.96	191.58	169.08	170.07	201.02	165.12	158.83	+	NS	***	*	2.13
SFA+MUFA	844.48	753.67	301.01a	874.17b	1222.08c	1250.22a	726.65b	420.37c	417.7	281.84	203.49	1316.26	795.15	511.09	2001.71	1102.98	546.54	NS	***	***	**	61.02
PUFA/SFA	0.67	0.72	1.12a	0.54b	0.42b	0.44a	0.65b	0.99c	0.8	1.12	1.43	0.3	0.5	0.83	0.22	0.33	0.71	NS	***	***	NS	0.04
n-3	32.24	30.96	26.88a	30.60b	37.33c	32.56a	26.98b	35.26c	24.91	22.88	32.84	31.42	25.92	34.46	41.36	32.15	38.49	NS	***	***	**	0.66
n-6	141.58	149.88	153.22a	146.31a	137.66b	158.79a	143.37b	135.03c	156.56	153.97	149.12	160.16	143.17	135.61	159.66	132.97	120.34	*	**	***	+	2.00

BB = Belgian Blue ; LIM = Limousin ; AA = Aberdeen Angus ; LT = *Longissimus thoracis* ; RA = *Rectus abdominis* ; ST = *Semitendinosus* ; NS = Not Significant (P>0.1); +: P<0.1; *: P<0.05;

: P<0.01; *: P<0.001; ^{a,b,c}: data within a row and within a group with different superscripts are significantly different (P<0.05).

Figure 1: Relationship between the PUFA and SFA + MUFA contents and the fat content in the *Longissimus thoracis* (LT) (Figure 1a), the *Rectus abdominis* (RA) (Figure 1b) and the *Semitendinosus* (ST) (Figure 1c) of Belgian Blue (BB), Limousin (LIM) and Aberdeen Angus (AA) bulls.

Figure 1a: LT

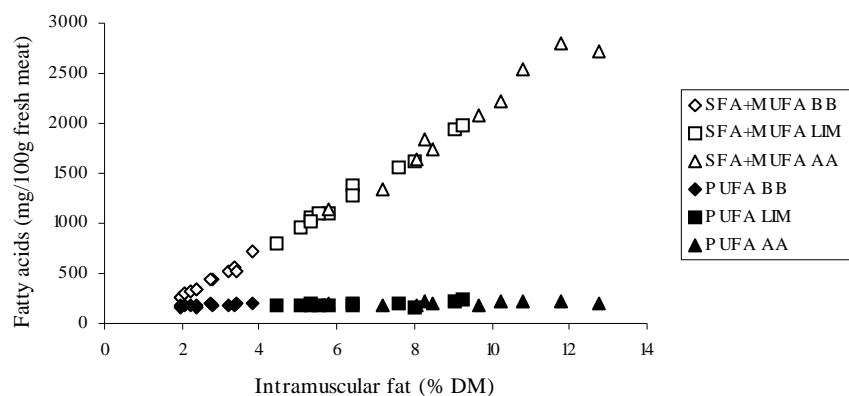


Figure 1b: RA

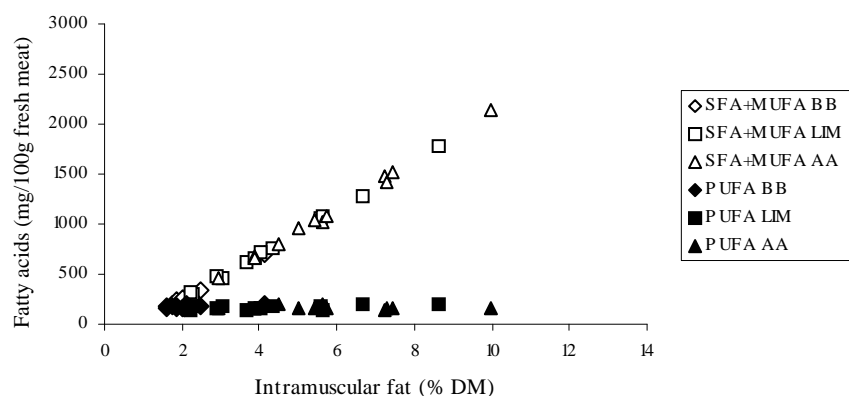
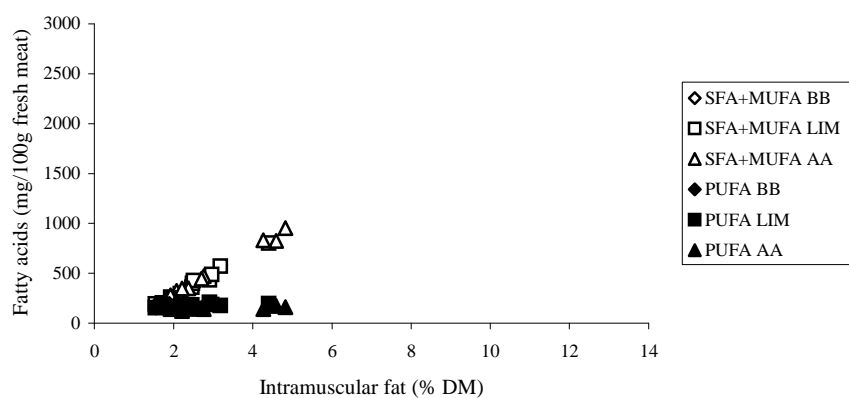


Figure 1c: ST



IV. Races bovines bouchères : stratégies d'orientation des viandes par analyse factorielle

C. Cuvelier, A. Clinquart, J.F. Cabaraux, L. Istasse, J.L. Hornick

Viandes et Produits Carnés, 2006, 24, 195-200

Résumé

Une analyse factorielle a été réalisée sur des paramètres zootechniques, d'abattage, de qualité de la viande et de teneurs en acides gras de la viande chez des taurillons Blanc Bleu Belge, Limousin et Aberdeen Angus. Quatre maillons de la filière viande bovine ont été sélectionnés : l'engraisseur, le transformateur (abatteur-boucher), le consommateur et le diététicien. Les variables ont été subjectivement discriminées et associées aux différents acteurs en fonction de leur importance supposée pour chacun d'entre eux. L'analyse a permis de montrer que les 2 premières composantes principales expliquaient approximativement 80 % de la variabilité totale pour l'engraisseur, le transformateur et le diététicien, et environ 2/3 pour le consommateur. Du point de vue de l'engraisseur les trois races présentent des performances similaires mais le Blanc Bleu Belge offre une consommation alimentaire plus faible et une carcasse de meilleure conformation bouchère. Au regard du transformateur, les 3 races se distinguent nettement, les Limousins montrant des caractéristiques visuelles intermédiaires au niveau de l'adiposité de la carcasse et de la viande ainsi que pour la teinte rouge de la viande, mais tendant à présenter une tendreté plus constante. Pour le consommateur et le diététicien, la ségrégation Blanc Bleu Belge vs Aberdeen Angus porte essentiellement sur la teneur en lipides de la viande, la race Limousin présentant toujours des caractéristiques intermédiaires. L'analyse factorielle peut se révéler un outil intéressant pour orienter les races bovines vers des marchés spécifiques.

Introduction

Dans la filière viande bovine, de l'étape d'engraissement à celle de la consommation en passant par la transformation, la perception des risques ou des qualités associées à un animal et aux produits qui en

sont issus varie selon les acteurs de la chaîne (1). Si l'éleveur cherche avant tout à optimiser le rendement économique de son activité, le consommateur attache de l'importance, consciemment ou non, à des paramètres plus ou moins objectifs tels que la couleur, la teneur apparente en graisse ou la tendreté de la viande (2). Les choix des consommateurs sont ainsi dictés par un ensemble d'informations psychosensorielles qui, combinées et pondérées, déclenchent le processus d'acceptation ou de refus. Les distributeurs de viande doivent, quant à eux, tenir compte de ces comportements et les stratégies qu'ils adoptent se répercutent en amont de la filière.

Les choix des différents acteurs sont ainsi dictés par un ensemble large et hétérogène de paramètres. Les méthodes analytiques et statistiques classiquement utilisées fournissent des informations pertinentes, qui permettent d'étudier chaque variable individuellement, mais qui n'offrent pas une approche globale des relations existant entre elles. L'analyse factorielle offre la possibilité d'intégrer cette complexité en synthétisant les tendances et en identifiant les grandes directions de la variabilité. Elle convertit des variables liées entre elles en un plus petit nombre de combinaisons linéaires indépendantes de ces variables, appelées « facteurs » ou « composantes principales » (3), qui décrivent une caractéristique globale pouvant être définie *a posteriori* (4).

Cette étude propose de caractériser, par analyse factorielle, 3 races bouchères de taurillons, à partir de variables communément mesurées en production de viande, et de les confronter à certaines orientations du marché. Cette approche pourrait s'appliquer à la coordination verticale de la perception par l'homme de la qualité associée à la production de viande fraîche (5).

Matériel et méthodes

Les données proviennent de 36 taurillons — 12 Blanc Bleu Belge de type culard (BB), 12 Limousins (LIM) et 12 Aberdeen Angus (AA) — abattus vers 19 mois selon leur note d'engraissement, après 5 mois d'alimentation à l'aide d'un régime concentré fournissant 160 g de protéines brutes par kg de matière sèche. Après abattage, l'état d'engraissement ainsi que la conformation de la carcasse ont été évalués selon la méthode de classement européenne. La composition de la carcasse a été déterminée par découpe d'un segment tricostral selon la régression de Martin et Torreele (6). Les paramètres de qualité de la viande — luminosité (CIE L*), teinte rouge (CIE a*), pertes de jus à la cuisson et tendreté estimée par la force maximale de cisaillement selon la méthode de la *Warner-Bratzler* sur viande cuite (bain-marie pendant 50 min à 75°C) — ont été déterminés sur le muscle *Longissimus thoracis* 2 et 8 jours *post mortem* ; les pertes de jus par écoulement ont également été mesurées entre le 2^e et le 8^e jour *post mortem* sur le muscle *Longissimus thoracis* (7). Les teneurs musculaires en lipides totaux et en acides gras ont été déterminées sur les muscles *Longissimus thoracis*, *Semitendinosus* et *Rectus abdominis* (8).

Les variables ont été décrites à l'aide de tests statistiques simples et ont ensuite été subjectivement discriminées en fonction de leur intérêt supposé pour différents maillons du marché de la viande :

engraisseur, transformateur (abatteur-boucher), consommateur et diététicien (à titre indicatif, ces variables sont rapportées dans le tableau 3). Les groupes distincts de variables ont ensuite été soumis à des analyses factorielles par extraction des composantes principales et rotation orthogonale des axes par méthode varimax (9). Les variables susceptibles d'être prises en considération par chaque maillon sont indiquées vectoriellement dans la figure 1.

Résultats

Les valeurs médianes ont été proches des moyennes correspondantes, excepté dans les cas des valeurs reflétant des teneurs en acides gras saturés et/ou monoinsaturés (tableau 1).

Les coefficients de variations liés aux critères étudiés ont varié dans une large gamme (4 %-98 %) (tableau 1). A l'opposé de la vitesse de croissance et de la consommation alimentaire qui ont présenté de faibles coefficients de variation, la conformation et l'état d'engraissement de la carcasse, la teneur en graisse de la viande ainsi que les variables afférentes telles que les teneurs en acides gras saturés et monoinsaturés, ont montré des coefficients de variation élevés. Parmi les variables reliées à la qualité organoleptique de la viande, les forces maximales de cisaillement — particulièrement 2 jours après l'abattage — et les pertes de jus par écoulement ont montré les plus fortes variations.

Globalement, la plupart des corrélations entre les paramètres ont été significatives, exceptées celles impliquant le poids final et la vitesse de croissance ainsi que les forces maximales de cisaillement. La force maximale de cisaillement à j2 a cependant été faiblement corrélée négativement à la teneur en graisse de la viande et positivement à la force maximale de cisaillement à j8.

Les 2 premières composantes principales ont expliqué la plus grande partie de la variation totale des données (tableau 2) et ont, de ce fait, été seules prises en compte dans l'interprétation des données.

Le tableau 3 indique les facteurs de charge, ou de liaison, entre les paramètres étudiés et les 2 premières composantes principales pour chaque intermédiaire de la filière. Les paramètres de conformation, d'engraissement et de consommation alimentaire ont été fortement liés à la première composante dans le modèle « engraisseur ». Le poids final et la vitesse de croissance ont été essentiellement liés à la seconde. La première composante pour la filière de transformation a été corrélée étroitement et positivement à la proportion de tissu conjonctivo-adipeux dans la carcasse, à la teneur en lipides de la viande ainsi qu'à la teinte rouge de la viande à j2. Elle a été corrélée négativement à la proportion de muscles dans la carcasse et à la luminosité de la viande à j2. Le second axe a été fortement corrélé négativement à la force maximale de cisaillement de la viande à j2. Dans le cas du consommateur, la première composante a été liée positivement aux pertes de jus à la cuisson à j8, ainsi qu'à la teneur en lipides de la viande, et négativement à la luminosité à j8, à la teinte rouge à j8 et aux pertes de jus par écoulement. La seconde composante a été représentative de la force maximale de cisaillement à j8. Enfin, la première composante relative au diététicien a été

fortement liée positivement à toutes les teneurs en acides gras et en lipides, excepté la teneur en acides gras oméga 6, représentative de la seconde composante.

La figure 1 illustre la dispersion des scores individuels des animaux sur les axes définis par les 2 premières composantes principales pour les différents intervenants de la filière viande. Les 3 races bovines se sont nettement séparées le long du premier axe « engraisseur » et une plus grande dispersion des valeurs individuelles a été observée pour les races LIM et AA sur le second axe. Dans le cas des modèles « transformateur » et « consommateur », les scores des animaux BB se sont nettement séparés des 2 autres races sur le premier axe. La race BB a montré une très forte concentration des scores sur la partie négative du premier axe dans le modèle « diététicien », les 2 autres races montrant des valeurs généralement positives. La race AA a été caractérisée par une très forte dispersion des scores sur les 2 axes.

Discussion

Le décalage des médianes et moyennes dans le cas des acides gras saturés et mono insaturés reflète une asymétrie fortement à gauche de la distribution des valeurs. Cette asymétrie est essentiellement due à l'existence de teneurs très élevées dans des échantillons provenant d'animaux de race AA.

La coexistence de larges coefficients de variation pour les paramètres de composition de la carcasse et de la viande avec des coefficients beaucoup plus faibles pour la vitesse de croissance et la consommation alimentaire peut sembler étonnante. Un dépôt important de graisse est en effet supposé aller de pair avec une croissance plus faible ou une consommation alimentaire plus élevée. Ce paradoxe apparent pourrait être lié à des métabolismes énergétiques différents selon les races ou l'âge physiologique des animaux. La variation relativement élevée des forces maximales de cisaillement, quant à elle, est une observation bien connue, qui relève d'une variabilité entre individus.

L'absence de corrélation entre le poids final ou la vitesse de croissance, 2 paramètres zootechniques importants pour l'engraisreur, et les autres paramètres n'indique pas que ces variables pourraient jouer un rôle moteur décisif dans la coordination verticale entre l'engraisreur et le reste de la filière. Elle traduit dans la présente étude la similitude des performances de croissance entre et à l'intérieur des 3 races. A l'opposé, la consommation alimentaire a été corrélée fortement et positivement à la teneur en graisse de la carcasse ($r = 0,92$). Ces deux paramètres affectent notablement le revenu de l'activité respectivement au niveau des coûts de production et du prix de vente des animaux. Les corrélations étroites qui existent entre les différentes teneurs en acides gras de la viande posent le paradoxe éventuel de l'indication diététique d'un type de viande. En effet, encourager la consommation d'une viande riche en acides gras oméga 3 reviendrait, *in fine*, à encourager la consommation de viande grasse.

Les modèles multivariés proposés sont satisfaisants car ils expliquent, au travers des deux premières composantes, plus de 80 % de la variation totale des données, excepté dans le cas du consommateur.

Dans ce dernier cas, il faut admettre qu'il reste difficile d'orienter les races par rapport aux centres d'intérêt qui pourraient être exprimés par le consommateur.

Le premier axe du modèle « engraisseur » peut être interprété comme celui de la propension de la race à déposer de la graisse. Le second axe est plutôt représentatif du gabarit de l'animal. La nette séparation raciale des scores confirme le fait que la race BB est extrêmement maigre, à l'opposé de la race AA. On ne peut cependant pas, *a priori*, définir une des 3 races comme étant zootechniquement plus performante que les 2 autres sur le plan de la vitesse de croissance ou du poids final d'engraissement. Le choix d'une race par l'engraisreur devrait ainsi répondre à des stratégies de convenance ou définie géographiquement en matière d'écoulement ou de prix des produits sur le marché.

Dans le cas du secteur de la transformation, le premier axe définit des carcasses et des viandes de type gras et rouge, caractéristiques de races bouchères non hypermusclées — LIM et AA — à l'opposé des carcasses musclées de BB dont la viande est maigre et claire. Dans les conditions de la présente étude, les races LIM et AA semblent présenter une moindre dispersion du caractère de dureté de la viande 2 jours après l'abattage, ainsi que le confirment les coefficients de variation respectifs pour les 3 races de 31, 24 et 25 %. Cependant, la mesure de la tendreté à j2 intègre peu le phénomène de maturation de la viande qui s'opère jusqu'au moment de la consommation du produit, et qui tend justement à réduire la variabilité de ce paramètre (10). Toutefois, l'information est pertinente car la perception de la qualité par le consommateur est fortement influencée par l'occurrence d'extrêmes. Hornibrook et Fearne (1) ont en effet observé que la « constance de la qualité » était le second paramètre doté du rang de motivation à l'achat le plus élevé chez des consommateurs britanniques. Il s'agit également d'un argument certificatif important évoqué au niveau de marché français (11). On peut admettre que cette constance de qualité est universellement recherchée.

Le premier critère de l'enquête de Hornibrook et Fearne (1) a été défini par « goût et tendreté ». La flaveur de la viande est, dans une certaine mesure, associée à la teneur en graisse de la viande (12, 13). L'analyse factorielle relative au « consommateur » place les animaux de race BB dans une catégorie que l'on peut qualifier de maigre, tendre, claire et, curieusement, de teinte plus rouge. Il semble en effet que les rapports des races à la teinte rouge se modifient lorsque l'on passe de j2 à j8, comme en atteste d'ailleurs l'inversion des signes des facteurs de charge liés à ce paramètre. Les taurillons des races LIM et AA voient ainsi la teinte rouge de leur viande diminuer davantage que celle des animaux de la race BB. Cette décoloration de la viande est due à l'oxydation de la myoglobine (14). A ce point de vue, l'inertie de la viande de BB pourrait s'expliquer par les faibles teneurs en myoglobine observée dans cette race (15). Il convient de noter également que les taurillons BB sont caractérisés par de plus grandes pertes de jus par écoulement, compensées par des pertes de jus à la cuisson plus faibles, alors que la situation opposée s'observe pour les taurillons AA.

D'autre part, les taurillons de race BB, et dans une moindre mesure ceux de race LIM, montrent une réduction de la variabilité de la tendreté de la viande à j8, contrairement aux taurillons de race AA

(coefficients de variation respectifs pour les 3 races de 15, 15 et 25 %). Une telle réduction de la variabilité de la tendreté devrait être un élément favorable aux yeux du consommateur, si on se réfère au critère de « constance de qualité » évoqué dans l'enquête de Hornibrooke et Fearne (1).

La viande d'AA, quant à elle, est surtout caractérisée par sa teneur élevée en graisse. Les teneurs en lipides totaux du muscle *Longissimus thoracis* des taurillons BB, LIM et AA sont en effet de 6,5, 16,4 et 24,0 g/kg de viande respectivement. Il faut noter par ailleurs que la dispersion des AA sur le second axe est grande. De telles caractéristiques pourraient intéresser davantage les consommateurs de la tranche 35-50 et 50-60 ans qui s'opposent parfois à un discours diététique trop contraignant (16) et probablement les consommateurs masculins plus attachés à la valeur hédonique de la viande (17).

Bien que le critère de teneur en graisse ne présente pas un rang élevé dans l'enquête de Hornibrooke et Fearne (1), son importance a été considérée comme très élevée par les personnes enquêtées, ce qui est probablement le cas pour la majorité des populations d'Europe occidentale. Ainsi, la viande de type BB est susceptible d'intéresser les individus de la tranche d'âge 25-35 ans, attentifs à leur consommation de matière grasse, notamment pour des raisons d'image corporelle (16) ou la population de tranche d'âge 60 ans et plus pour des raisons médicales. Cette dernière tranche d'âge réalise d'ailleurs la plus grande part des dépenses totales en viande de bœuf (18). Néanmoins, il faut admettre que le paramètre de gras intramusculaire est apprécié différemment selon les régions du monde. En Australie, au Japon et en Amérique du Nord, le persillé de la viande est considéré comme un critère de qualité par les consommateurs (19, 20).

Les recommandations du monde médical encouragent à diminuer la consommation d'acides gras saturés et augmenter celle d'acides gras de type oméga 3. Dans l'analyse factorielle relative au modèle « diététicien », l'augmentation de la teneur en lipides de la viande va de pair avec celle en oméga 3. Bien que la teneur de la viande bovine en ce type d'acides gras soit de nature à modifier les choix des consommateurs dans les années à venir (21), le fait qu'elle ne soit pas dissociable de la teneur en lipides rend l'argumentation diététique centrée sur la teneur en acides gras oméga 3 peu crédible. Quoiqu'il en soit, la race BB présente des caractéristiques de viande pouvant être qualifiées de très maigres mais surtout très constantes, même entre muscles. Les consommateurs de ce type de viande ont ainsi une garantie de manger des morceaux maigres, quel que soit le muscle ou l'animal considéré. La race AA présente, à l'opposé, une viande dont la teneur en lipides est très variable et toujours supérieure à celle du BB et pouvant être perçue comme « diététiquement moins prévisible ». La race LIM est intermédiaire entre les 2 autres races. Il faut noter également que le muscle *Semitendinosus* se situe généralement, à l'intérieur d'une race, plus haut sur le second axe que les autres muscles, ce qui témoigne du fait qu'il est plus pauvre en acides gras de type oméga 6 sans modification notable des autres teneurs en acides gras. Les acides gras oméga 6 se déposent en effet préférentiellement dans les constituants membranaires (22) et le muscle *Semitendinosus*, moins oxydatif que les muscles *Rectus abdominis* et *Longissimus thoracis* (23, 24) est justement plus pauvre

en membranes mitochondriales. Pour des raisons pratiques, il est cependant peu probable que ces propriétés puissent être utilisées dans une stratégie de démarcation de la qualité de la viande de bœuf.

Conclusion

Grâce à l'analyse factorielle, des critères objectifs pris en compte dans la filière viande bovine peuvent être synthétisés en composantes principales et interprétés afin d'orienter les races vers des marchés spécifiques. L'atout de la race BB se définit par des teneurs en lipides faibles et constantes. Elle correspond bien à la demande de la population belge et se révèle probablement, en Belgique, la plus profitable à l'ensemble de la filière. Conduite selon le même mode de production, la race AA présente, à l'opposé, une plus grande variabilité de qualité mais pourrait intéresser certaines tranches spécifiques de la population. La race LIM exprime des caractéristiques intermédiaires ainsi que des paramètres de tendreté de la viande relativement constants. Elle pourrait de ce fait séduire une partie assez large de la population. D'autres études devraient être réalisées en s'appuyant sur des résultats d'enquêtes menées auprès des maillons de la filière viande bovine, afin d'améliorer le positionnement des races bovines bouchères sur le marché de la viande.

Références

- (1) **Hornibrook, S.A., Fearne, A. (2003)** Managing perceived risk as a marketing strategy for beef in the UK foodservice industry. *Int. Food Agribusiness Manag. Rev.* 6(3). Disponible à l'adresse : <http://www.ifama.org/members/articles/v6i3/Hornibrook.pdf>
- (2) **Méchin, C. (1997)** La symbolique de la viande. In : *Le mangeur et l'animal. Mutations de l'élevage et de la consommation.* Editions Autrement, Paris, 121-134.
- (3) **McCann, S.E., Weiner, J., Graham, S., Freudenheim, J.L. (2001)** Is principal components analysis necessary to characterise dietary behaviour in studies of diet and disease? *Public Health Nutr.* 4 : 903-908.
- (4) **Destefanis, G., Barge, M.T., Brugiapaglia, A., Tassone S. (2000)** The use of principal component analysis (PCA) to characterize beef. *Meat Sci.* 56 : 255-259.
- (5) **Fédération Européenne de Zootechnie (2003)** Réunion annuelle de la Fédération Européenne de Zootechnie. Table ronde. Les consommateurs changent... Quelles conséquences pour l'élevage et les produits animaux ? <http://www.agrobiosciences.org/IMG/pdf/fez-rome.pdf>. Consulté le 19/07/05.

(6) Martin, S., Torreele, G. (1962) L'appréciation de la qualité des carcasses bovines par la découpe du segment tricostal 7, 8, 9. *Ann. Zootech.* 11 : 217-224.

(7) Cabaraux, J.F., Hornick, J.L., Dotreppe, O., Dufrasne, I., Clinquart, A., Istasse, L. (2004) Effects of the calving number on animal performance, carcass and meat composition in finishing Belgian Blue double-muscled culled females. *Livest. Prod. Sci.* 87 : 161-169.

(8) Cuvelier, C., Dotreppe, O., Cabaraux, J.-F., Dufrasne, I., Istasse, L., Hornick, J.-L. (2005) Influence of breed, diet and muscle on the fatty acid content in meat from young finished bulls. In : *Indicators of milk and beef quality*, EAAP Publication 112, J.F. Hocquette and S. Gigli, eds., Wageningen Academic Publishers. Wageningen, pp. 409-418.

(9) Minitab Reference Manual (1995) Valley Forge, Data Tech. Industries, 349 p.

(10) Monsón, F., Sanudo, C., Sierra, I. (2004) Influence of cattle breed and ageing time on textural meat quality. *Meat Sci.* 68 : 595-602.

(11) Sans, P., de Fontguyon, G., Dulawa, V. (2002) Stratégies de démarcation par la qualité : quelle place pour les viandes bovines limousines dans les linéaires de la grande distribution ? *INRA Prod. Anim.* 15 : 135-145.

(12) Farmer, L.J. (1994) The role of nutrients in meat flavour formation. *Proc. Nutr. Soc.* 53 : 327-333.

(13) Renand, G., Picard, B., Touraille, C., Berge, P., Lepetit, J. (2001) Relationships between muscle characteristics and meat quality traits of young Charolais bulls. *Meat Sci.* 59 : 49-60.

(14) Renerre, M. (1990) Review: factors involved in the discoloration of beef meat. *Int. J. Food Sci. Technol.* 25 : 613-630.

(15) Clinquart, A., Van Eenaeme, C., Van Vooren, T., Van Hoof, J., Hornick, J. L., Istasse, L. (1994) Meat quality in relation to breed (Belgian Blue vs Holstein) and conformation (double-muscled vs dual purpose type). *Sci. Alim.* 14 : 401-407.

(16) Office National Interprofessionnel des Viandes, de l'Élevage et de l'Aviculture (2005) Etude des comportements de consommation et d'achat des viandes et volailles chez les

consommateurs français (les attentes / les actions à développer) — Phase 2 — Synthèse des réunions de groupe. Mars 2005. <http://www.ofival.fr/consommation/csa/Groupes.pdf>. Consulté le 15/06/05.

(17) Verbeke, W., Vackier, I. (2004) Profile and effects of consumer involvement in fresh meat. *Meat Sci.* 67 : 159-168.

(18) Duquesne, B., Lebailly, P. (2003) Evolution de la consommation de viande bovine en Belgique. *Renc. Rech. Ruminants* 10 : 315-318.

(19) Sasaki, K., Mitsumoto, M. (2004) Questionnaire-based study on consumer requirements for beef quality in Japan. *Anim. Sci. J.* 75 : 369-376.

(20) Pethick, D.W., Fergusson, D.M., Gardner, G.E., Hocquette, J.F., Thompson, J.M., Warner, R. (2005) Muscle metabolism in relation to genotypic and environmental influences on consumer defined quality of red meat. In : *Indicators of milk and beef quality*, EAAP Publication 112, J.F. Hocquette and S. Gigli, eds., Wageningen Academic Publishers. Wageningen, pp. 95-110.

(21) Richardson, N.J., Shepherd, R., Elliman, N.A. (1993) Current attitudes and future influence on meat consumption in the U.K. *Appetite* 21 : 41-51.

(22) De Smet, S., Raes, K., Demeyer, D. (2004) Meat fatty acid composition as affected by fatness and genetic factors : a review. *Anim. Res.* 53 : 81-98.

(23) Jurie, C., Boulesteix, P., Bauchart, D., Pethick, D.W., Hocquette, J.F. (2002) Contribution de différentes voies métaboliques du muscle au persillage de la viande bovine. *Renc. Rech. Ruminants* 9 : 263.

(24) Hocquette, J.F., Cabaraux, J.F., Jurie, C., Dufrasne, I., Istasse, L. (2003) Metabolic properties of bovine muscles : regulation by genetic and nutritional factors. *Proceedings of the 54th Annual Meeting of the European Association for Animal Production*, 251.

Tableau 1. Moyenne, médiane et coefficient de variation (C.V.) des paramètres étudiés.

Paramètre	Moyenne	Médiane	C.V.
Zootechnique			
Poids final (kg)	570	574	10,5
Gain quotidien moyen (kg/j)	1,62	1,65	12,3
Consommation (kg de matière sèche/j)	9,5	10,0	4,2
Carcasse			
Conformation de la carcasse ⁽¹⁾	3,50	4,00	43,4
Etat d'engraissement de la carcasse ⁽²⁾	2,08	2,00	41,8
Proportion de muscle (%)	69,1	67,2	9,8
Proportion de tissu conjonctivo-adipeux (%)	17,5	18,7	33,7
Viande			
Luminosité (L*) (j2)	39,7	39,6	7,3
Teinte rouge (a*) (j2)	16,5	16,4	10,3
Force maximale de cisaillement (j2) (N)	48,6	45,9	27,6
Luminosité (L*) (j8)	41,7	41,1	7,9
Teinte rouge (a*) (j8)	16,7	16,4	12,6
Force maximale de cisaillement (j8) (N)	31,8	31,3	20,4
Pertes de jus par écoulement (j8) (%)	2,7	2,5	37,0
Pertes de jus à la cuisson (j8) (%)	31,0	31,2	8,4
Teneurs en lipides dans le muscle LT ⁽³⁾ (%)	1,6	1,4	65,4
Teneurs en lipides dans les muscles LT, RA et ST ⁽⁴⁾ (%)	1,1	0,7	77,2
Teneur en acides gras (en mg/100 g viande) ⁽⁴⁾			
Saturés	431,5	270,1	86,6
Monoinsaturés	381,2	231,7	97,5
Polyinsaturés	177,8	176,7	12,9
Oméga 3	31,7	31,5	22,7
Oméga 6	146,1	147,0	14,4

⁽¹⁾ S = 1 ; E = 2 ; U = 3 ; R = 4 ; O = 5 ; P = 6 ; ⁽²⁾ de 1 à 5 ; ⁽³⁾ LT : *Longissimus thoracis* ; ⁽⁴⁾ dans les muscles *Longissimus thoracis*, *Semitendinosus* et *Rectus abdominis*

Tableau 2. *Parts de la variation totale expliquées par les 2 premières composantes principales (CP) en fonction des acteurs de la filière.*

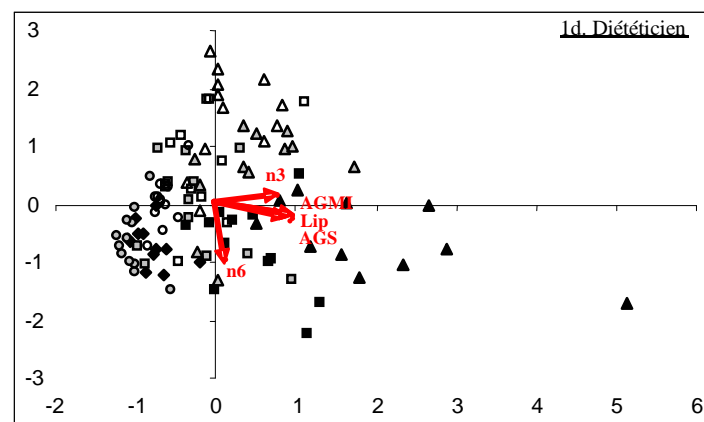
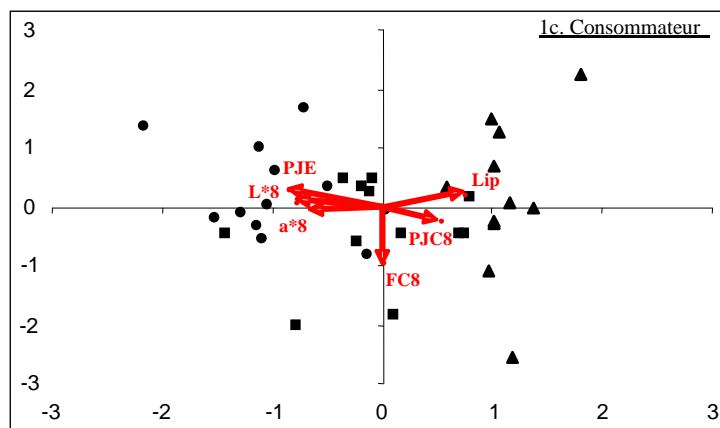
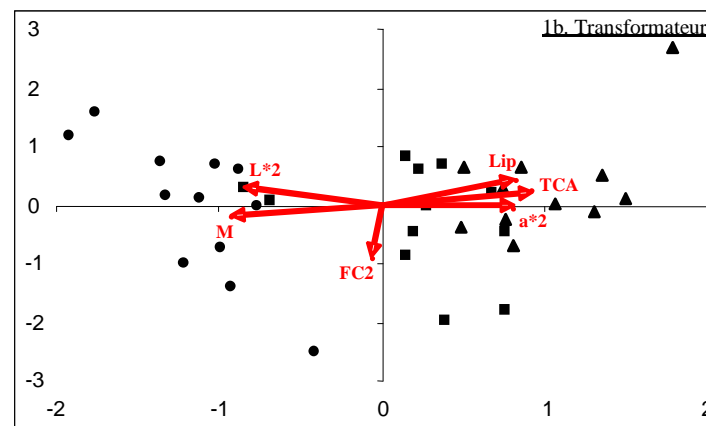
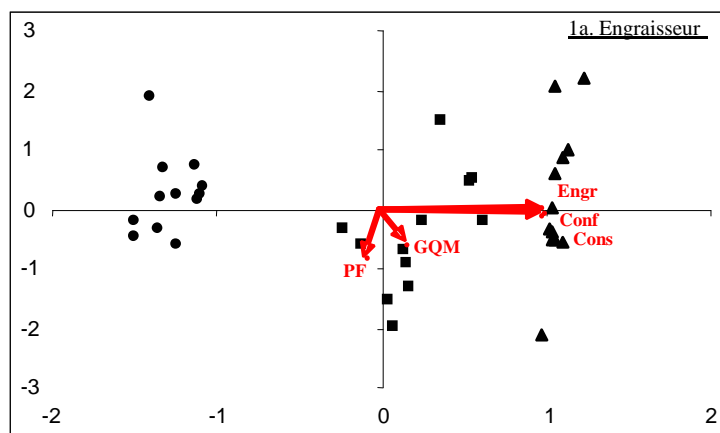
Acteur de la filière	% de la variation totale		Variation cumulée, %
	CP1	CP2	
Engraisseur	48,4	40,05	88,45
Transformateur	61,9	20,7	82,6
Consommateur	42,7	19,2	61,9
Diététicien	66,2	23,0	89,2

Tableau 3. *Facteurs de liaison entre les paramètres étudiés et les 2 premières composantes principales (CP) pour chaque intermédiaire de la filière (en %).*

Paramètre	CP1	CP2
Engraisseur		
Poids final	-9	-82
Gain quotidien moyen	15	-60
Conformation de la carcasse ⁽¹⁾	98	-10
Etat d'engraissement de la carcasse ⁽²⁾	98	1
Consommation	98	-8
Transformateur		
Proportion de muscle dans la carcasse	-93	-21
Proportion de tissu conjonctivo-adipeux dans la carcasse	93	25
Luminosité (L*) j2	-81	28
Teinte rouge (a*) j2	81	-5
Force maximale de cisaillement j2	-5	-93
Teneur en lipides de la viande	82	43
Consommateur		
Luminosité (L*) j8	-78	7,6
Teinte rouge (a*) j8	-61	-7,8
Pertes de jus par écoulement	-85	29
Pertes de jus à la cuisson j8	53	-26
Force maximale de cisaillement j8	1	-97
Teneur en lipides dans la viande	76	22
Diététicien		
Teneurs en acides gras saturés dans la viande	95	-26
Teneurs en acides gras monoinsaturés dans la viande	96	-21
Teneurs en oméga 3 dans la viande	78	15
Teneurs en oméga 6 dans la viande	12	-97
Teneur en lipides dans la viande	93	-30

⁽¹⁾ S = 1, E = 2, U = 3, R = 4, O = 5, P = 6 ; ⁽²⁾ de 1 à 5.

Figure 1. Dispersion des scores individuels des animaux (● = Blanc Bleu Belge, ■ = Limousin, ▲ = Aberdeen Angus) sur les axes définis par les 2 premières composantes principales (horizontal = CP1, vertical = CP2) et facteurs de liaison(1) pour les différents intervenants de la filière viandeuse : engraisseur (1a), transformateur (1b), consommateur (1c) et diététicien (1d ; symboles pleins : Longissimus thoracis, symboles grisés : Rectus abdominis, symboles vides : Semitendinosus).



⁽¹⁾ Représentés par des flèches rouges sur une échelle de -1 à +1. Engr : état d'engraissement de la carcasse ; Cons : consommation ; Conf : conformation de la carcasse ; GQM : gain quotidien moyen ; PF : poids final ; Lip : lipides totaux dans la viande ; TCA : proportion de tissus conjonctivo-adipeux dans la carcasse ; a*2 : teinte rouge à j2 ; L*2 : luminosité à j2 ; M : proportion de muscle dans la carcasse ; FC2 : force maximale de cisaillement à j2 ; FC8 : force maximale de cisaillement à j8 ; PJE : pertes de jus par écoulement ; PJC8 : pertes de jus à la cuisson à j8 ; L*8 : luminosité à j8 ; a*8 : teinte rouge à j8 ; AGS : teneurs en acides gras saturés dans la viande ; AGMI : teneurs en acides gras monoinsaturés dans la viande ; n3 : teneurs en acides gras oméga 3 dans la viande ; n6 : teneurs en acides gras oméga 6 dans la viande.

